

Morphologische und biologische Untersuchungen über die Flechten

(III. Abhandlung)

von

H. Zukal.

I. Die Flechten als lichtbedürftige Organismen.

Wer unbefangen von wissenschaftlichen Theorien in der freien Natur sein Auge prüfend auf den verschiedenen Flechtenformen ruhen lässt, der erhält den Eindruck, dass die Flechten ein verbindendes Mittelglied zwischen den Pilzen und Moosen darstellen. Viele Krustenflechten, z. B. aus den Gattungen *Lecidea*, *Calycium*, *Graphis* und *Baeomyces* besitzen noch ganz die ursprüngliche Pilzform. Die frischgrünen Thallusrosetten mancher Arten von *Peltigera* und *Solorina* dagegen ahmen, besonders in ihren Jugendformen, so täuschend gewisse Lebermoose (*Aneura*, *Pellia*, *Blasia*, *Marchantia*) nach, dass auf einige Entfernung durch sie sogar das Auge eines Fachmannes getäuscht werden kann. Gewisse Formen von *Cladonia* endlich, wie z. B. die gemeine *Cladonia furcata* var. *erecta*, *polyphylla*, erinnern an die niederen Formen der beblätterten Jungermannien, während wieder andere Arten, wie z. B. die Rennthierflechte, kleinen, blattlosen Sträuchern, wie z. B. *Spartium*, *Psilotum*, nicht unähnlich sind. Es ist gerade so, als ob die Natur einst den Versuch gemacht hätte, aus Pilzen grüne Moose zu formen, und als ob die Flechten von diesen mehr oder weniger gelungenen Versuchen noch gegenwärtig Zeugnis ablegten. Für diese stumme und doch so beredte Sprache der Flechten haben seit jeher die mit einem hochentwickelten,

feinen Formensinn begabten Systematiker ein besonderes Verständniss gezeigt, und es darf uns daher nicht wundernehmen, wenn auch noch heutzutage ein grosser Theil der Lichenologen der Schwendener'schen Theorie ein ungläubiges Lächeln entgegensetzt. So sehr aber auch der Augenschein dafür spricht, dass die Flechten selbständige Pflanzen seien, welche die Pilze mit den übrigen grünen Gewächsen, namentlich mit den Moosen, verbinden, so sehr täuscht eben dieser Augenschein.

Woher kommt aber die handgreifliche Ähnlichkeit zwischen einer *Blasia*-Rosette und dem jungen Thallus von *Solorina* oder *Peltigera*? Die Sache verhält sich so: In allen Classen des Pflanzenreiches, wo chlorophyllhaltige Zellen vorkommen, herrscht das Bestreben vor, die grünen Flächen zu vergrössern. Dieses Streben nach Verbreiterung der grünen Flächen ist ohne weiters verständlich, wenn wir bedenken, dass die chlorophyllführenden Flächen zugleich die assimilirenden sind und dass es jedem Organismus nur Vortheil bringen kann, wenn er sein Assimilationsorgan vergrössert. Der sich vergrössernde grüne Theil bildet bei den Pflanzen entweder die obere Schichte eines flächenförmig ausgebreiteten Organs oder die Mantelfläche eines ursprünglich cylindrischen oder kugelförmigen Körpers. So sehen wir z. B. bei den Algen im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung das fast mikroskopische Scheibchen einer *Proto-derma* zu den respectablen Flächen der grossen Ulvaceen oder die kleinen Kügelchen eines *Botrydium* zu den grossen Körpern der höheren Siphoneen anschwellen. Ein Gleiches bemerken wir bei den Moosen, wo wir die winzigen Scheibchen der Riccien sich zu den stattlichen Formen der Marchantien erheben sehen. Die übrigen Archegoniaten, sowie die Phanerogamen bieten ähnliche Beispiele in Fülle. Ganz dasselbe Streben nach Vergrösserung der assimilirenden Fläche treffen wir nun auch bei den Flechten. Denn in physiologischer Beziehung ist es ganz gleichgiltig, ob die assimilirenden Zellen mit den übrigen Geweben im genetischen Zusammenhange stehen oder ob sie als fremde Einschlüsse betrachtet werden müssen. Dieses Streben nach Vergrösserung der assimilirenden Fläche bildet den Haupthebel für die

Entstehung des Flechtenthallus überhaupt und der grossen Laub- und Strauchflechten insbesondere.

Zeigt nämlich das Mycel einer Flechte, in Folge von Vererbung aus der Pilzzeit her, die Tendenz, sich in der Form eines mehr oder minder dicht gewebten Mycelhäutchens in einer Fläche kreisförmig auszubreiten, so entsteht durch den Einschluss der Algen zuerst eine Kruste und im Laufe der phylogenetischen Entwicklung der grosse Thallus einer Laubflechte mit dorsiventralem Bau und plagiotroper Stellung. Zeigt aber das Mycel einer Flechte schon a priori das Bestreben, in band- oder strangförmigen Formen zu wachsen, dann entstehen nach dem Einschluss der Algen etwas stärkere Bänder, Stränge oder Stiele (bei *Cladonia*), die sich dann unter dem Einfluss des Strebens nach Vergrösserung der assimilirenden Fläche nach und nach verlängern und verzweigen und zuletzt die imposanten Formen unserer grossen Strauchflechten bilden.¹

So lange diese band- oder strangartigen Thallusgebilde mehr oder minder dicht an der Unterlage angeschmiegt blieben, so lange entwickelte sich die assimilirende Fläche, d. i. die Gonidienschichte, nur auf der Oberseite (Lichtseite). Als aber nach und nach die Stränge aufgerichtet wurden oder bei den Hängeformen sich von der Unterlage ablösten, um unter dem Einfluss des positiven Geotropismus nach abwärts zu wachsen (z. B. bei *Usnea* auf horizontalen Zweigen), dann entwickelte sich in Folge des nahezu gleichen Lichtreizes auf beiden Thallusseiten auch auf der früheren Unterseite (Schattenseite) des Thallus eine Gonidienschichte, indem sich von beiden Seiten die Gonidien so lange ausbreiteten, bis die ganze Mantelfläche des Stranges von ihnen überzogen war.

Noch heute vollzieht sich diese Umwandlung der bilateralen Thallusform mit der einseitigen Gonidienschichte auf der Lichtseite in die mit allseitigem Gonidienmantel versehenen Strauchform bei vielen Arten der Gattungen *Cetraria*, *Evernia*,

¹ Bei *Cladonia* können wir sogar die ganze Entwicklung vom Anfangsbis zum Endgliede mit einem Blick überschauen und brauchen zu diesem Ende bloss den winzigen Apothecienstiel eines *Baeomyces* mit der grossen Assimilationsfläche einer *Cladonia rangiferina* oder einer *Cl. verticillata* zu vergleichen

Physcia, *Parmelia*, *Tornabenia* etc. vor den Augen des Beobachters.

Nun haben zahlreiche Beobachtungen ergeben, dass schon eine sehr dünne Schichte chlorophyllhaltigen Gewebes alle diejenigen Lichtstrahlen fast vollkommen ausnützt, welche die Assimilation bewirken. Deshalb treffen wir auch nirgends im ganzen Pflanzenreiche dicke Schichten assimilirenden Gewebes, sondern das grüne Gewebe ist überall 0·2—0·4 *mm* dick; dickere grüne Schichten könnten nicht ausgenützt werden und ihre Production verstiesse gegen das Princip der Ökonomie des Wachstums. Bei den exogenen Flechten steigt die Dicke der Gonidienschichte selten über 20 μ , kann aber bei manchen tropischen Lichtflechten bis unter 5 μ sinken. Es ergibt sich also die Thatsache, dass die grüne, assimilirende Lamelle der Flechten durchschnittlich 10mal dünner ist, als bei der grossen Mehrzahl der meisten übrigen grünen Gewächse.

Diese Thatsache ist auffallend genug. Die nähere Untersuchung¹ hat mich aber belehrt, dass die Flechtenrinde durchschnittlich auch 10mal mehr Licht absorbiert als die Oberhaut der höheren Gewächse. Wir sehen

¹ Bei dieser Untersuchung bediente ich mich folgender Methode: Es wurden nacheinander 1—2 *cm*² grosse Stückchen Oberhaut verschiedener Phanerogamen in den Wassertropfen eines Objectträgers gebracht und dort sorgfältig ausgebreitet. Auf diese Oberhautstückchen wurde dann das untere offene Ende der Tubusröhre eines Mikroskops, von welchem Objectivsystem und Ocularrohr entfernt worden war, so fest aufgesetzt, dass von der Seite her kein Licht in den Tubus gelangen konnte. Sodann wurde das auf dem Objectträger liegende Oberhäutchen durch den Spiegel gut beleuchtet und auf die obere Tubusöffnung ein lichtempfindliches Papier gebracht und daselbst eine Minute lang liegen gelassen. Das Licht drang durch den Objectträger und das Hautfragment in den Tubus und erzeugte auf dem lichtempfindlichen Papier einen braunen Fleck, welcher auf die gewöhnliche Weise fixirt wurde. Auf ähnliche Weise verfuhr ich mit der Rinde der Flechten. Hier musste aber das lichtempfindliche Papier gewöhnlich 10—12mal länger exponirt werden als bei den Phanerogamenhäutchen, um denselben Farbenton des Fleckes zu erhalten. Nun bin ich mir wohl bewusst, dass diese Methode keine absolut richtigen Resultate geben kann, allein sie gibt uns immerhin einen approximativen Massstab, und dieser genügt, wenn wir nur ganz im Allgemeinen die Transparenz der Phanerogamenoberhaut mit jener der Flechtenrinden vergleichen wollen.

daher, dass dieselbe Kraft (nämlich das Licht), welche das Maximum der Dicke der assimilirenden grünen Lamelle in den verschiedensten Abtheilungen des Pflanzenreiches bestimmt, genau in demselben Sinne auch bei den Flechten wirksam ist. Die Analogie zwischen den grünen Gewebeschichten der höheren Pflanzen mit der Gonidienschichte der Flechten geht aber noch weiter. In allen grossen Abtheilungen des Pflanzenreiches (mit Ausnahme der Pilze), also bei den Algen, Arche-goniaten, Gymnospermen, Monocotyledonen und Dicotyledonen kommt es nämlich nicht nur zur Ausbildung dünner grüner Stränge und Flächen, sondern es zeigen dann diese Flächen in all' den genannten Abtheilungen das Bestreben, sich möglichst rechtwinkelig zum einfallenden Tageslicht zu stellen. Letzteres Bestreben führt mit Hilfe leicht verständlicher Correlationen des Wachsthum's zur Differenzirung des ursprünglichen Thalloms in Träger und von dem letzteren abstehende Sprosse. Diese Sprosse bilden dann auf einer höheren Entwicklungsstufe hervortretende, dünne Gewebeslamellen, welche sich in bestimmter Weise an den Träger anheften und so weit von einander entfernt halten, dass sie sich gegenseitig nicht im Lichte stehen. Dadurch erst werden die dünnen, grünen Lamellen zu Blättern und ihre Träger zu Axen. Diese Blattwerdung unter dem Einfluss des Lichtes, welche unabhängig von jeder Vererbung in den verschiedenen grossen Abtheilungen des Pflanzenreiches selbständig erfolgte, hat Sachs¹ nicht nur zuerst erkannt, sondern auch in der überzeugendsten Weise begründet. Es kann nun die Frage aufgeworfen werden: Kommt es auch bei den Flechten zur Entwicklung von Axen und Blättern? Wenn nun auch diese Frage verneint werden muss, so ist doch anderseits hervorzuheben, dass bei den beblätterten Cladonien-Podetien jedenfalls ein Träger entwickelt wird, an dem sich in zweckmässiger Entfernung von einander hervortretende grüne Thallusläppchen entwickeln, die sich möglichst rechtwinkelig auf das stärkste Licht ihres Standortes einstellen.

¹ Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 2. Theil.

Derselbe, Physiologische Notizen, VIII. Mechanomorphosen und Phylogensis. Flora, 1894, 78. Bd., S. 215.

Aus dem Gesagten erhellt, dass die Flechten ihre im Vergleiche zu den übrigen Ascomyceten höchst auffallende Thallusentwicklung hauptsächlich den eingeschlossenen Algen, beziehungsweise dem Lichte verdanken. Denn die algenlosen Ascomyceten entwickeln meistens nur ihre Fruchtkörper im Lichte; ihr zartes Mycel verstecken sie entweder im Inneren des Substrates oder sie bilden höchstens ein wenig differenziertes Stroma.

Was nun die Beziehungen des Lichtes zu den übrigen Lebenserscheinungen der Flechten betrifft, so hat Jumelle den Einfluss des Lichtes auf Assimilation, Respiration und Transpiration näher untersucht. Da aber die Resultate dieser Untersuchung in den früheren Capiteln schon wiederholt eingehend besprochen worden sind, so soll hier nur auf das bereits Gesagte verwiesen werden.

In jüngster Zeit hat Wiesner¹ seine bahnbrechenden, photometrischen Untersuchungen auf pflanzenphysiologischem Gebiete veröffentlicht, und in seiner letzten Arbeit, nämlich in den »Untersuchungen über den Lichtgenuss der Pflanzen«, S. 40, theilt er uns auch einige interessante Beobachtungen über die Flechten mit. Ich wiederhole dieselben hier auszugsweise: »Die Flechten der Tundra geniessen fast das ganze Licht des nordischen Tages, für sie ist also der »specifische Lichtgenuss« (L) nahezu 1,² für *Verrucaria calciseda* $1-\frac{1}{3}$, für *Physcia tenella* $1-\frac{1}{8}$, für *Endocarpon miniatum* $1-\frac{1}{24}$

¹ J. Wiesner, Photometrische Untersuchungen auf pflanzenphysiologischem Gebiete. I. Abhandlung: Orientirende Versuche über den Einfluss der sogenannten chemischen Lichtintensität auf den Gestaltungsprocess der Phanerogamen. Diese Sitzungsberichte, 102. Bd., 1893.

Derselbe, Pflanzenphysiologische Mittheilungen aus Buitenzorg. Diese Sitzungsberichte, 103. Bd., I. Abth. (Jänner 1894).

Derselbe, Untersuchungen über den Lichtgenuss der Pflanzen mit Rücksicht auf die Vegetation von Wien, Cairo und Buitenzorg (Java). (Photometrische Untersuchungen auf pflanzenphysiologischem Gebiete. II. Abhandlung.) Diese Sitzungsberichte, 104. Bd., Abth. I, Juli 1895.

² Den Begriff des specifischen Lichtgenusses und die Methode seiner Berechnung entwickelt Wiesner in seiner II. Abhandlung der Photometrischen Untersuchungen, die Lichtmessungsmethode dagegen in der I., S. 8 des Separat- abdruckes.

und bei *Xanthoria parietina* $1 - \frac{1}{30}$ (bei letzterem Lichtgenusse verkümmert sie aber). Zu den Flechten mit starkem Lichtgenusse gehören auch noch *Parmelia caperata*, *P. conspersa* und *P. prolixa*. Diesen Lichtflechten stehen anderseits Schattenflechten gegenüber. So schwankt z. B. der spezifische Lichtgenuss von *Parmelia saxatilis* und *Pertusaria amara* zwischen $\frac{1}{3} - \frac{1}{56}$. Erstere schien aber am besten zwischen $\frac{1}{8} - \frac{1}{17}$, letztere zwischen $\frac{1}{11} - \frac{1}{21}$ zu gedeihen. In den tropischen Wäldern leben jedoch noch Flechten an den Luftwurzeln im tiefsten Schatten der Waringinbäume bei einem spezifischen Lichtgenusse von $\frac{1}{250}$ «.

Die allgemein verbreitete Ansicht, dass die Flechten am besten an der Nordseite der Stämme gedeihen, kann Wiesner nicht bestätigen.¹ In Wirklichkeit entwickeln sie sich an der herrschenden Wetterseite, weil sie aus dieser Richtung die meiste Feuchtigkeit erhalten und weil von dorthier die reichlichste Aussaat von Sporen und Soredien erfolgt. Der Stamm empfängt aber von allen Seiten her Keime, die sich dort entwickeln, wo sie die besten Lebensbedingungen finden. Die lichtsuchenden Flechten werden sich an den hellsten, die lichtscheuen an den dunkelsten Stammseiten am reichlichsten entwickeln. Diese Orientirung nach der Helligkeit ist aber nur bei freistehenden Bäumen von den Weltgegenden abhängig, sonst nicht.

Am Südrande eines Waldes gedeihen vorzüglich die lichtsuchenden Flechten, am Nordrande die schattenliebenden.

Ich selbst habe mir die Wiesner'sche Lichtmessungsmethode ebenfalls angeeignet und bin mit Hilfe derselben, sowie allgemeinen Erwägungen zu folgenden Schlüssen gekommen:

1. An Orten, wie in Bergwerken, tiefen Kellern, Höhlen, Grotten etc., wo der Lichtgenuss der dort eventuell lebenden

¹ Von der Richtigkeit der bezüglichen Angaben Wiesner's kann sich jeder überzeugen, der sich die Mühe nimmt, in der freien Natur mit der Boussole in der Hand die Flechtenvegetation an Bäumen und Felsen zu studiren. Er wird dann z. B. häufig finden, dass an Alleebäumen die Flechten gerade an der Südseite entwickelt werden, wenn nämlich die Nordseite der Stämme durch das allzu nahe Herantreten dichten Gebüsches tief beschattet wird.

Pflanzen gleich 0 sein würde, können selbstverständlich keine Flechten existiren.

2. Steigt in unserem Klima der specifische Lichtgenuss auf circa $\frac{1}{150}$, wie z. B. in Klammern, tiefen Schluchten etc., so bilden sich höchstens sorediale Anflüge und endogene Flechten, wie z. B. *Collema*, niemals aber eine exogene Thallusform. Diese Erscheinung ist auch leicht zu verstehen. An den genannten Orten reicht nämlich die Lichtintensität gerade noch hin, um den dort vegetirenden Algen die Assimilation zu ermöglichen. Diese Möglichkeit würde aber für die genannten Algen nicht mehr existiren, wenn sie unter der Hyphenrinde einer exogenen Flechte wachsen sollten, weil diese Rinde, so dünn sie auch immer sein mag, stets etwas Licht absorbirt. Das Minimum des specifischen Lichtgenusses, welches einer exogenen Flechte in unseren Gegenden die Existenz ermöglicht, ist noch nicht bekannt. Doch möchte ich auf Grund meiner Messungen in der Steinwandklamm in Niederösterreich und in der Drachenhöhle im Röthelstein bei Mixnitz in Steiermark die Vermuthung aussprechen, dass dieses Minimum bei uns nahe bei $\frac{1}{100}$ liegt.¹

3. Steigt der specifische Lichtgenuss bis $\frac{1}{50}$, wie z. B. in den geschlossenen Beständen unserer Wälder, so treffen wir schon auf eine ziemlich reiche Flora von Schattenflechten, z. B. *Graphis scripta*, *Pyrenula nitida*, *Opegrapha varia*, *O. atra*, *Pertusaria communis*, *P. amara*, *Lecidella enteroleuca*, *Biatrorina prasina*, *Cyphelium chrysocephalum*, *Lecanora pallida*, *L. subfusca*, *Icmadophila aeruginosa*, *Bacidea incompta*, *Callopisma ferrugineum*, *Physcia ciliaris*, *Parmelia saxatilis*, *Sticta pulmonaria*, *Cetraria glauca*, *C. pinastri* und einigen Arten von *Collema* und *Pannaria*.

4. Die grosse Masse unserer Flechten dürfte am besten bei dem specifischen Lichtgenusse von $\frac{1}{10}$ — $\frac{1}{20}$ gedeihen.

¹ In der Steinwandklamm fand ich noch eine wohlentwickelte, grossblättrige *Collema*, aber ohne Früchte, bei einem specifischen Lichtgenusse von $\frac{1}{150}$. In der Drachenhöhle war das Gestein etwa fünf Schritte links vom Eingange stellenweise noch von einer *Trentepohlia* überzogen, auf welcher nesterförmig die Ascusform von *Opegrapha rupestris* v. *dolomitica* aufsass, und zwar bei einem specifischen Lichtgenusse von $\frac{1}{96}$.

5. Ausgesprochene Lichtflechten, d. h. solche, welche auch dann noch gut vegetiren, wenn der specifische Lichtgenuss auf 1 steigt, sind: *Cladonia rangiferina*, *Cl. uncialis*, *Cl. alicicornis*, *Cl. endiviaefolia*, *Stereocaulon condensatum*, *St. coraloides*, *Cetraria islandica*, *C. cucullata*, *C. nivalis*, *Parmelia encausta*, *P. stygia*, *P. Fahlunensis*, *P. olivacea*, *P. aspidota*, *P. caperata*, *P. conspersa*, *P. prolixa*, *Umbilicaria pustulata*, *Gyrophora anthracina*, *G. arctica*, *G. cylindrica*, *G. hyperborea*, *G. polyphylla*, *Endocarpon miniatum*, die meisten Arten von *Endopyrenium* und *Catopyrenium*, *Xanthoria parietina*, *Gasparrinia elegans*, *G. murorum*, *Placodium crassum*, *Pl. gypsaceum*, *Pl. fulgens*, *Pl. Lagascae*, *Lecanora atra*, *Haematomma ventosum*, *Thalloedema candidum*, *Urceolaria scruposa*, *Rhizocarpon geographicum*, *Verrucaria rupestris*, *V. Hoffmannii*, *V. maura*, *V. calciseda*, *Psora lucida*, *P. decipiens*, *Manzonia Cantiana*, *Heppia virescens* und zahlreiche Arten von *Lecidea*, *Collema*, *Synalissa* und *Omphalaria*. Diese Flechten scheinen am besten bei einem specifischen Lichtgenusse von $1 - \frac{1}{10}$ zu gedeihen; manche derselben trifft man jedoch an Standorten, wo der Lichtgenuss unter $\frac{1}{50}$ sinken muss.¹

¹ Viele Flechten zeichnen sich geradezu durch ein grosses Anpassungsvermögen an sehr verschiedene Lichtintensitäten aus, insbesondere gehören hierher die Flechten mit blaugrünen Gonidien, wie z. B. *Collema*, *Heppia*, *Synalissa*, *Omphalaria* etc. Bei endogenen Flechten ist dies umso auffallender, weil sie der schützenden Hyphenrinde entbehren. Hier treten aber die gemeinsamen, zusammengeflossenen Hüllmembranen der bezüglichlichen Cyanophyceen an die Stelle der Hyphenrinde. Im intensiven Lichte bräunen sich diese Gallerthäute und schützen auch die weiter nach innen gelegenen Algen so nachdrücklich vor allzu starker Verdunstung, dass sie selbst im grössten Sonnenbrande der Wüste niemals ganz austrocknen. Für das Leben im Dämmerlicht macht sie aber wahrscheinlich die Fluorescenz des Phycocyans besonders geeignet. Mit wie wenig Licht die Cyanophyceen auskommen können, erhellt aus dem Umstande, dass z. B. *Nostoc*-Colonien unter dem Thallus einer *Solorina* am Leben bleiben und von unten her in den Thallus eindringen, um sich hier mit den normalen Gonidien zu mischen.

Um nicht missverstanden zu werden, muss ich hier ausdrücklich hervorheben, dass ich keineswegs der Meinung bin, das Vorkommen einer Flechtenart an einem bestimmten Orte hänge ausschliesslich von Lichtintensität ab, denn es ist klar, dass hiebei auch noch die Feuchtigkeit, Substrat und die übrige Pflanzen- und Thierwelt eine sehr bedeutsame Rolle spielen. Durch die

Von diesem Detail, welches beweist, wie sehr das Gedeihen und Vorkommen der Flechten von den verschiedenen Graden der Lichtintensität beeinflusst wird, wenden wir nun unseren Blick der grossen Allgemeinheit zu. Da scheinen mir denn die Flechten, als relativ einfach gebaute Thallusgewächse, ganz besonders dazu geeignet, die Richtigkeit gewisser Fundamentalsätze zu beweisen, zu denen Wiesner durch seine Untersuchungen über den factischen Lichtgenuss der Pflanzen gelangt ist.

Wenn wir die Wohnstätten der Flechten in den verschiedenen Zonen ins Auge fassen, so muss es auffallen, dass in dem heissen Erdgürtel, vom Hochlande abgesehen, der grösste Theil der Flechten Wald- oder wenigstens Baumbewohner sind. In den baumlosen Ebenen der Tropen, in den Wüsten, Steppen und Savannen fehlen die Flechten entweder ganz oder sie bilden nur einen sehr kleinen Bruchtheil der bezüglichen Flora. Letzterer ist dann meistens durch eine sehr verdickte und wenig transparente Rinde ausgezeichnet. Auch in der gemässigten Zone, soweit die Ebene und das Mittelgebirge in Betracht kommt, herrschen im Allgemeinen die rindenbewohnenden Flechten vor, doch gesellen sich zu diesen schon eine stattliche Anzahl von Erd- und Steinflechten. Am freiesten exponirt leben die Flechten in den Polargegenden beider Hemisphären. Hier überziehen sie nicht nur alle Felsen und Steine, sondern auch auf ungemessene Entfernungen die Ebene. Da auf der trockenen Tundra fast nur Flechten gedeihen, so befinden sich die daselbst lebenden Individuen im vollen Besitze des gesammten Tageslichtes, das ihnen weder durch den Schatten von Sträuchern, noch den von Gräsern und Kräutern verkümmert wird. Die alpine Region der heissen und gemässigten Länder zeigt in Bezug auf den Standort und das Vorkommen der Flechten eine grosse Ähnlichkeit mit den Polargebieten. Denn auch hier überziehen die Flechten die trockenen Hochebenen, die Felsen und Steine und erfreuen

obige Auseinandersetzung soll nun klargestellt werden, dass bei der Vertheilung der verschiedenen Flechtenarten auf die verschiedenen Standorte einer Gegend das Licht als ein wichtiger und vielleicht der wichtigste Factor theilhaftig ist.

sich ebenfalls fast des ganzen Tageslichtes. Aus dieser Betrachtung folgt, dass die Flechten im Allgemeinen umsomehr das Licht suchen, je kälter ihr Wohnort ist. Dieses Verhalten der Flechten steht aber im vollsten Einklange mit dem Wiesner'schen Satze: »Mit zunehmender geographischer Breite und Seehöhe wächst das Lichtbedürfniss der Pflanze und mit der Abnahme der Temperatur der Medien, in welcher die Pflanze sich ausbreitet, steigt ihr Lichtbedürfniss«.

In den Polarregionen der Erde zeigen aber die Flechten nicht nur das grösste Lichtbedürfniss, sondern sie gelangen auch hier sowohl in qualitativer, als auch in quantitativer Hinsicht zur üppigsten Entfaltung. Dies ist in hohem Grade merkwürdig, denn man sollte doch meinen, dass die feuchte Wärme der tropischen Urwälder ganz besonders dazu geeignet wäre, diese Kryptogamen (Ascomyceten) zur höchsten Formentwicklung zu bringen. In den tropischen Urwäldern herrscht aber das ganze Jahr hindurch ein mystisches Dämmerlicht, und nur ein Theil der Flechten hat sich den hier vorhandenen Lebensbedingungen angepasst und besteht mit Erfolg den Kampf ums Dasein mit den zahllosen Mitbewerbern. Die grosse Masse der Flechten entfaltet sich aber dort am üppigsten, wo ihnen der grösste Lichtgenuss zutheil wird, also in den Polarländern. Die Thatsache, dass die höchste Entwicklung der Flechten nicht in den Ländern der grössten Lichtintensität erfolgt, sondern dort, wo die Strahlen der Sonne am schiefsten auffallen, bestätigt einen zweiten Satz der schon wiederholt erwähnten Untersuchung Wiesner's. Dieser lautet: »Je grösser die herrschende Lichtintensität ist, desto kleiner ist in der Regel der Antheil, der vom Gesamtlichte den Pflanzen zugeführt wird«.¹

¹ Dies gilt auch *mutatis mutandis* für die Moose und für die Algen. Man könnte zwar einwenden, diese Kryptogamen gedeihen in den Polarländern nicht deshalb so gut, weil sie hier das Licht besser ausnützen können als in den wärmeren Gegenden, sondern deshalb, weil sie im Kampfe um das Dasein von den anderen Gewächsen nach den ödesten und sterilsten Plätzen der Erde gedrängt worden sind, genau so wie die Eskimo. Dieser Einwurf hätte eine gewisse Berechtigung, wenn die Algen, Moose und Flechten in den Polarregionen ebenso verkümmert wären wie der genannte Volksstamm. Ich erinnere

Aber auch noch ein dritter Satz Wiesner's wird durch das Verhalten der Flechten in das hellste Licht gesetzt, der Satz nämlich, »dass das directe Sonnenlicht im grossen Ganzen für die Pflanzen nur eine untergeordnete Bedeutung hat. Die Richtigkeit dieses Satzes beweisen die Flechten erstens dadurch, dass sie Einrichtungen besitzen, welche die Wirkungen des intensiven Sonnenlichtes abschwächen, zweitens dadurch, dass ein grosser Theil der Flechten seine Apothecien nicht senkrecht auf das Sonnenlicht, sondern senkrecht auf das stärkste diffuse Licht des Standortes orientirt.

Was den ersten Punkt anbelangt, so können die Flechten dadurch, dass sie ihre Rinde stark verdicken, die Membranen cuticularisiren und bräunen und allerhand Excrete in denselben anhäufen, also so wenig transparent als nur möglich machen, einen grossen Theil der Wirkungen des directen Sonnenlichtes paralysiren. Von diesem Mittel machen auch die Flechten einen umso reichlicheren Gebrauch, je freier exponirt sie vegetiren und je intensiver das Sonnenlicht ist, dem sie ausgesetzt sind. Bei den tropischen Lichtflecken, deren Zahl allerdings nicht sehr gross ist, geht die Unwegsamkeit der Rinde für das Licht oft so weit, dass die Gonidien-schicht auf das äusserste reducirt erscheint, ja es kommen Fälle vor, dass die Gonidien unter der allzu stark verdickten Rinde verkümmern.

aber nur an die prachtvolle *Laminaria*-Vegetation des nördlichen Eismeeres und an die gewaltigen, oft 300 m langen *Macrocystis*-Arten des südlichen Eismeeres, an die grossen *Polytrichum*-Formen und die schönen Splachnaceen, an *Nephroma arcticum*, mit Apothecien von der Grösse eines Silberguldens, der arktischen und die erstaunlich grossen *Cladonia*- und *Stereocaulon*-Arten der antarktischen Gebiete: sind das Eskimo?

Beim Aufbau der grossen Flechtenmassen der trockenen nordischen Tundra wird offenbar viel Kraft verbraucht. Da nun die Oxydationswärme für die Pflanzen als Kraftquelle von nur untergeordneter Bedeutung ist, so bleibt keine andere Kraftquelle zur Verfügung als das Licht. Da dieses aber in den Polarländern nur eine geringe Intensität besitzt, so muss es eben so viel als nur möglich ausgenützt werden. Bei der Ausnützung des Lichtes werden die Polarpflanzen allerdings durch den langen Polartag unterstützt: — allein man darf nicht vergessen, dass dieser lange Tag durch eine ebenso lange Nacht nahezu compensirt wird.

Solche Fälle konnte ich bei *Chlorangium Jussuffii*, *Cladonia miniata*, *Parmelia Hottentotta*, *Ramalina decipiens* und mehreren tropischen Arten von *Roccella*, *Sticta* und *Usnea* constatiren. Auch die hochalpinen Flechten machen selbst in feuchter Lage ihre Rinde für das Licht weniger durchlässig, weil auch sie einer weit grösseren Lichtintensität ausgesetzt sind als die Flechten der Ebene und des Mittelgebirges.¹ Wenn die Flechten an sehr sonnigen Standorten ihre Rinde verdicken und die Transparenz derselben vermindern, so zeigen dieselben Species im tiefen Schatten gerade die umgekehrte Tendenz, d. h. sie verdünnen ihre Rinde, und ihre Farben werden auffallend blass. In nicht seltenen Fällen unterbleibt die Rindenbildung im tiefsten Schatten ganz. Solche Flechten zeigen dann einen staubigen Thallus, entwickeln aber noch normale Apothecien. Ich beobachtete diese Unterdrückung der Rinden-

¹ Ich verweise auf *Dufourea madreporiformis*, *Thamnolia vermicularis*, *Cladonia amaurocraea*, *Evernia vulpinia*, *Cornicularia tristis*, *Parmelia stygia*, *P. encausta* und die alpinen Formen von *Gyrophora* und *Sphaerophorus*.

Man könnte auch der Meinung sein, dass die Verdickung und Verdichtung der Rinde nicht durch das Schutzbedürfniss gegen zu starke Lichtintensität, sondern gegen zu starke Transpiration hervorgerufen werde. Die Transpiration mag immerhin an der Verdickung der Rinde ursächlich mitbetheiligt sein, allein sie ist nicht der ausschlaggebende Factor. Ich schliesse dies namentlich aus dem Verhalten der hydrophilen Flechten: *Endocarpon fluviatile*, *E. rivulorum*, *Verrucaria elaeina* v. *chlorotica*, *Lithoidea hydrela* etc. Wenn nämlich die Rinde in erster Linie als Schutzmittel wider die allzu starke Transpiration wirksam wäre, so müsste man annehmen, dass bei den hydrophilen Arten die Rinde gar nicht ausgebildet oder wenigstens sehr reducirt entwickelt werde, wie z. B. bei den oben erwähnten Schattenflechten. Dies geschieht aber nicht, sondern es zeigt die Rinde der hydrophilen Arten keine erheblichen Unterschiede im Vergleiche mit den gewöhnlichen Formen. Ich bin auch der Ansicht, dass die Flechtenrinde überhaupt, wenn sie nur die Transpiration hemmen sollte, mit der Zeit einen ähnlichen Bau erlangt hätte wie die Cuticula und die Oberhaut der Phanerogamen, d. h. sie wäre zwar dick, aber zugleich in einem hohen Grade transparent geworden.

Anhangsweise möchte ich hier darauf aufmerksam machen, dass eine dichte Behaarung der Oberfläche, unbeschadet anderer Functionen, jedenfalls auch zur Abschwächung der Lichtintensität beitragen muss. Solche dichte, haarige Überzüge treffen wir nun z. B. bei *Stereocaulon alpinum* und *St. tomentosum* und in einer extremen Weise bei manchen exotischen Physciern (*P. comosa*, *P. villosa* etc.).

entwicklung im tiefsten Schatten bei *Biatora lucida*, *Pannaria lanuginosa*, *Parmelia caperata* (bei letzterer ohne Apothecien) und *Bacidea muscorum*.

Was nun den zweiten Punkt betrifft, so ist es gewiss eine interessante, aber meines Wissens bisher noch von Niemandem hervorgehobene Thatsache, dass bei einem grossen Theile der Flechten die Apothecien senkrecht auf das stärkste diffuse Tageslicht ihres Standortes orientirt sind. Am auffallendsten zeigen dies die grossen Apothecien von *Usnea barbata* v. *florida*,¹ *Cornicularia aculeata*, *C. tristis*, *Evernia furfuracea*, *E. vulpina*, *E. prunastri*, *Tornabenia chrysophthalma*, *Physcia ciliaris* etc. Die Einstellung der Apothecien gegen das diffuse Tageslicht wird bei den Strauchflechten in den meisten Fällen durch die Krümmung jenes Thallusastes bewirkt, welcher dem Apothecium als Träger dient. Bei manchen Arten von *Ramalina* bilden sich die Apothecien mit Vorliebe an den beiden Seitenrändern des bandförmigen Thallus auf kurzen Stielchen, in welche in der Regel ein Hauptstrang des Gewebes hinein-führt. Da sich bei diesen Arten die Lamina der Apothecien ebenfalls senkrecht zum diffusen Tageslichte stellt, der ganze Thallus aber so wächst, dass er von beiden Seiten belichtet wird, so würde durch die dichtgedrängte, doppelte Längsreihe der Apothecien fast der ganze Thallus beschattet werden. Um letzteres zu vermeiden, biegt in solchen Fällen knapp hinter dem Apothecium der Thallus von seiner bisherigen Längs-richtung unter einem Winkel scharf ab und bringt sich dadurch selbst zum Lichte in eine günstigere Position. Da sich dieser Vorgang, wenn auch nicht bei allen Apothecien, so doch bei einigen, mehrmals wiederholt, so bekommt der Thallus dieser *Ramalina*-Arten ein eigenthümliches, zickzackförmiges Aussehen.

Bei *Cetraria* vergrössert sich gewöhnlich der fructificirende Thalluslappen bedeutend und krümmt sich schliesslich so, dass die Lamina der Apothecien senkrecht zum diffusen Tageslichte eingestellt wird.

¹ Bei dieser Species ist die fixe Lichtlage der Apothecien auch dem Herrn Hofrathe Wiesner aufgefallen, und er hat die grosse Freundlichkeit gehabt, mich auf dieselbe aufmerksam zu machen.

Auch bei *Peltigera* zeigen die Apothecien eine plagiotrope Stellung zum diffusen Lichte, was besonders deutlich bei den Schattenformen zu Tage tritt, wie z. B. bei *P. polydactyla*, wo die Apothecien deutlich nach allen Seiten orientirt sind. Bei anderen *Peltigera*-Arten, z. B. bei *P. horizontalis*, *P. aphota* und *P. venosa* haben die Apothecien keine fixe Lichtlage. Im directen Sonnenlicht aber nimmt der ursprünglich horizontale Thallus eine schalenartige Form an. Dabei werden die Apothecien so gekrümmt, dass sie der Sonne ihre hintere Seite zukehren. Im diffusen Tageslichte biegen sich die Thallusränder wieder zurück, und jetzt erscheinen die Apothecien mit ihrer vorderen Seite senkrecht zum Licht gewendet.

Bei den grossen Arten von *Parmelia*, *Xanthoria* und *Physcia* bildet der Thallus unter dem Apothecium eigenthümliche, kurze, hohle Stiele oder Träger aus, welche augenscheinlich den Zweck haben, den Apothecien eine Krümmung gegen das Licht hin zu ermöglichen, welche Krümmung der Thallus selbst nicht bewirken kann, da er durch eigene Rhizinen an die Unterlage fixirt ist.

Sehr interessant liegen die Dinge bei den Gattungen *Nephroma* und *Nephromium*. Hier werden die Apothecien gegen alle Regel auf der Unterseite des Thallus gebildet, und zwar immer am Rande des letzteren. Sobald sich aber diese Apothecien ihrer Reife nähern, schlägt sich der untere Thallusrand krämpenartig nach oben, und durch diese Thalluskrümmung werden die Apothecien wieder quer gegen das einfallende Tageslicht orientirt.

Diese Beispiele werden genügen, um zu zeigen, dass auch für die Flechten das diffuse Tageslicht von grösserer Wichtigkeit ist als das directe Sonnenlicht und dass auch die Flechten Vorrichtungen besitzen, um die Wirkungen des intensiven Sonnenlichtes abzuschwächen.

In jüngster Zeit hat Goebel¹ den Nachweis geliefert, dass die sogenannte Heterophyllie der Phanerogamen zur Licht-

¹ K. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen. II (1893). Science progress, vol. I, No. 21. Flora, 80. Bd (1895).

Über den Einfluss des Lichtes auf die Gestaltung der Kakteen und anderer Pflanzen. II. Die Abhängigkeit der Blattform von *Campanula rotundi-*

intensität in einer directen Beziehung steht. Ein Analogon zu der Heterophyllie treffen wir auch bei den Flechten. Ich meine jene Erscheinung, nach welcher ein und dieselbe Flechtenspecies in zwei ganz unähnlichen Thallusformen vorkommen kann. Ich schlage für diesen Dimorphismus den Namen Heterothallie vor. Eine solche Heterothallie treffen wir z. B. bei *Parmelia stygia*, wo die typische Form ein blattartiger, dorsiventraler Bau, die Varietät *lanata* einen strauchartigen Habitus mit stielrunden Ästen besitzt. Ich habe nun die strauchartige Form stets auf sehr exponirten Felsblöcken im hellsten Lichte gefunden, während die blattartige Form mehr beschattete Orte aufsucht. Ich weiss aber nicht, ob in diesem Fall und anderen Fällen die Heterothallie die Lichtintensität als alleinige gestaltende Kraft auftritt oder ob sich hiebei noch andere, äussere Factoren betheiligen.

Wir wollen uns jetzt einem anderen Problem zuwenden, welches augenscheinlich mit dem Lichte in einer directen Beziehung steht, nämlich den Farben der Flechten. Wenn wir eine grössere Collection getrockneter Flechten mit Rücksicht auf ihre Färbung betrachten, so finden wir, dass die rothen oder orangeröthen, die gelben, bläulichen, braunen, rothbraunen und schwarzbraunen Farbentöne vorherrschen. Sie erinnern in dieser Beziehung theils an die Roth- und Schwarztange, theils an die Cyanophyceen. Nun hat aber Kerner¹ die Theorie begründet, dass das Phycoerythrin² der Florideen hauptsächlich den Zweck habe, den in grösseren Meerestiefen lebenden Algen dieser Gruppe die Assimilation zu ermöglichen. Das Meerwasser absorbirt nämlich schon in seinen oberen Schichten die rothen und gelben Strahlen des

folia von der Lichtintensität und Bemerkungen über die Abhängigkeit der Heterophyllie anderer Pflanzen von äusseren Factoren. Flora. 82. Bd. (1896), 1. Heft.

¹ v. Kerner, Pflanzenleben. I. Bd. Das Chlorophyll und die Chlorophyllkörper. S. 361.

² In neuester Zeit ist das Phycoerythrin von Molisch als ein krystallisirbarer Eiweisskörper erkannt worden. Siehe:

H. Molisch, Das Phycoerythrin, seine Krystallisirbarkeit und chemische Natur. Botanische Zeitung, 52. Jahrgang, 1894, Heft X, S. 177.

Lichtes und lässt nur die blauen und violetten Strahlen in die grösseren Tiefen. Nun sind aber gerade die rothen und gelben Strahlen für die Assimilation besonders wichtig. In Folge dessen könnten in den grösseren Meerestiefen keine grünen Pflanzen mehr existiren, wenn nicht das Phycoerythrin die Eigenschaft hätte, die blauen, indigofarbenen und violetten Strahlen in die assimilatorisch wirksameren zu verwandeln, also zu fluoresciren. Ich selbst glaube, dass auch das Phycocyan¹ der Cyanophyceen eine ähnliche Wirkung besitzt. Ich habe nun zu erforschen gesucht, ob den Flechtenfarbstoffen, wegen des grossen Absorptionsvermögens der Flechtenrinde in Bezug auf das Licht, nicht eine ähnliche Aufgabe zufalle wie dem Phycoerythrin und dem Phycocyan. Zwar wurde schon in einem früheren Capitel eingehend die Thatsache erörtert, dass die Flechtenfarbstoffe ein sehr wichtiges Schutzmittel wider den Thierfrass abgeben, indem sie die Flechten fast ungeniessbar machen. Allein diese Aufgabe könnte auch irgend ein farbloses, beziehungsweise weisses Excret genau in derselben Weise erfüllen. Wenn sich nun die Flechten in den buntesten Farben kleiden, wenn wir diese Farben an sonnigen Standorten sich sättigen, im Schatten dagegen verbleichen sehen, so muss dies doch ein anderes Bewandniss haben!

Zuerst suchte ich die Beschaffenheit des Lichtes festzustellen, welches bis zu den Gonidien hinabdringt, und zwar im durchfeuchteten Thallus, dann im trockenen Thallus. Dabei bediente ich mich der auf S. 200, Note 1 geschilderten Methode, nur mit dem Unterschiede, dass ich auf die obere Öffnung des Tubus statt des lichtempfindlichen Papiere ein gewöhnliches Ocular Nr. 1 setzte. Auf diese Weise konnte ich constatiren, dass sich im trockenen Thallus fast sämmtliche Farbstoffe gleich verhielten, d. h. sie wirken wie undurchsichtige Körper und absorbiren umsomehr Licht, je dichter sie aufgetragen

¹ Auch das Phycocyan wurde von Molisch als Eiweisskörper erkannt, und es glückte ihm auch, denselben rein, in der Form schön blauer Krystalle darzustellen. Siehe:

Molisch, Das Phycocyan im krystallisirbaren Eiweisskörper. Botanische Zeitung, 1885, Heft 6, S. 131.

sind. Im durchfeuchteten Zustande jedoch verhalten sich die farbigen Rinden anders, doch lassen sie im Allgemeinen nur das Licht jener Farbe durch, in welcher sie erscheinen. Eine rothe Rinde wird daher rothes, eine gelbe Rinde gelbes Licht durchlassen u. s. w. Die Intensität des durchgelassenen farbigen Lichtes ist allerdings sehr verschieden und nicht immer der Dicke der Rinde proportional. Sodann legte ich mir die Frage vor, welches Licht das Gedeihen der eingeschlossenen Algen am meisten fördere, das zusammengesetzte weisse Licht oder das farbige, und welches farbige? Die Untersuchung ergab, dass das orangerothe und gelbe Licht die Gonidien am günstigsten beeinflusst. Untersucht wurden: *Gaspariunea elegans*, *G. murorum*, *Xanthoria parietina*, *Tornabenia chrysophthalma*, *Gialecthia aurea*, *Cetraria pinastri*, *Evernia vulpina*, *Alectoria ochroleuca*, *Placodium fulgens*, *Rhizocarpon geographicum*, *Candelaria concolor*, *Catolechia pulchella*, *Xanthocarpia ochracea*. Bei all' den genannten Arten war nicht nur die Gonidienschichte relativ breit, sondern es waren auch die Gonidienhäufchen üppig entwickelt und die Gonidien ungewöhnlich zahlreich, kurz, man sah den Algen auf den ersten Blick ihr gutes Gedeihen an. Selbst die von einem gelben Farbstoff beschützten Soredienanflüge von *Placodium circinatum*, *Biatora lucida* und *Calycium chlorinum* zeigten eine üppige Gonidienvegetation. Nächst den orange-rothen und gelben Farbstoffen begünstigen am meisten noch die lichtbraunen und bläulichen Farbentöne die Entwicklung der Gonidien, d. h. wenn die Dicke der Rinde eine gewisse Grenze nicht überschreitet; letzteres scheint bei manchen Arten von *Sphaerophorus* der Fall zu sein.

Am meisten Licht absorbiren die dunkel gefärbten Rinden von horniger Beschaffenheit, wie z. B. die von *Cornicularia tristis* und *C. aculeata*, *Alectoria nigricans*, *Oropogon Loxensis*, *Parmelia stygia* v. *lanata*, *P. Fahlunensis*, *Gyrophora anthracina* etc. Bei diesen Flechten kostet es, besonders in den älteren Thallustheilen, oft Mühe, die Gonidien überhaupt zu finden. Oft zeigen die Apothecien eine andere Färbung als der Thallus; dadurch entstehen zweifarbige Flechten, wie z. B. *Lecanora chrysolenca*, *Sticta aurata*, *Solorina crocea*, *Diplo-tonium alboatrum* und die zweifarbigen *Catocarpus*, *Rhizo-*

carpon, *Biatora*- und *Lecidea*-Arten. Der Umstand, dass die Apothecien und der Thallus durch verschiedene Farbstoffe geschützt werden, scheint darauf hinzudeuten, dass die Beziehungen der Apothecien zum Lichte nicht dieselben sind wie die des Thallus. So plausibel dies klingt, so treffen wir gerade hier auf räthselhafte Erscheinungen. Ich meine die Thatsache, dass die Apothecien zuweilen durch einen Farbstoff geschützt erscheinen, welcher die Entwicklung normaler Sporen verhindert. Man findet wenigstens in den scharlachrothen Apothecien gewisser Cladonien, wie z. B. bei *Cladonia coccifera*, *C. bellidiflora*, *C. digitata*, *C. macilenta*, *C. Floerkeana* nur sehr selten wohl ausgebildete Sporen. Sollte der rothe Farbstoff die Sporenbildung wirklich behindern, warum wird er dann überhaupt entwickelt, und wie ist es möglich, dass eine so unzuweckmässige Einrichtung durch die Vererbung fixirt, ja bis zu einem gewissen Extrem gesteigert werden konnte? Wir stehen da vor einem vorderhand unlösbaren Räthsel.¹ Nicht minder räthselhaft ist der Umstand, dass mitunter nicht nur die Rinde, sondern fast sämtliche Hyphen der ganzen Flechte, also auch das Mark, in einer höchst auffallenden Weise mit Farbstoffen imprägnirt sind. Dies ist z. B. bei unserer *Haematomma ventosum*, *Solorina crocea* und insbesondere bei vielen tropischen und subtropischen *Sticta*- und *Ricasolia*-Arten und *Cladonia miniata* der Fall. Wenn man auch mit Recht annehmen muss, dass durch die Anhäufung so vieler Farbstoffe aus der Gruppe der Flechtensäuren und Harze etc. der Thallus für die meisten Thiere durch und durch ungeniessbar gemacht wird, was an sehr sterilen Orten für grössere Flechten von einer nicht zu unterschätzenden Wichtigkeit sein mag, so bleibt noch immer die Frage offen, warum sind diese Schutz-

¹ Es wäre allerdings auch möglich, dass das leuchtende Roth der Apothecien als ein Anlockungsmittel dazu dient, Thiere heranzuziehen, welche sich vielleicht an dem Saft der hervorquellenden Conidien (Spermatien) gütlich thun und dann durch die an ihren Mundtheilen hängenbleibenden Conidien zur Verbreitung der Art beitragen. Wem das zu phantastisch klingt, den mache ich darauf aufmerksam, dass auch die Pycniden mancher Rostpilze Anlockungsmittel in der Form stark riechender Körper besitzen, wie schon Rathay nachgewiesen hat (Diese Sitzungsberichte, 86. Bd., I. Abth., 1882).

mittel so auffallend gefärbt, so leuchtend roth, so gesättigt gelb? Ich glaube, dass manche Farbstoffe der echten Pilze uns bei der Beantwortung dieser Frage auf die rechte Spur leiten können. Wenn wir nämlich fragen, warum ist diese *Peziza* roth, jene blaugrün, die dritte dort hochgelb gefärbt, so lässt sich antworten, diese Farbstoffe sind eben die Schutzmittel der weichen Pilze, und diese Schutzmittel besitzen als selbständige, chemische Individuen eben bestimmte Farben, wie z. B. das Kupfersulfat oder das Eisenoxyd. Diese Antwort ist aber aus dem Grunde nicht erschöpfend, weil erstens alle diese Pezizen nicht immer gleich gefärbt sind und eine Abhängigkeit vom Licht zu Tage liegt und weil zweitens diese Farbentöne bei den betreffenden Species nicht plötzlich auftreten, sondern bei den nächstverwandten anderen Formen alle möglichen Übergänge bis zum Weiss zeigen, so dass man den Eindruck erhält, dass die gesättigten rothen, blauen und gelben Tinten erst langsam herangezüchtet werden mussten. Deshalb halte ich es auch für wahrscheinlicher, dass die gefärbten Excrete, neben ihrer Bedeutung als chemische Schutzmittel, noch eine andere Mission zu erfüllen haben und dass diese Mission mit dem Lichte in einer directen Beziehung steht. Bei einer *Peziza* liegt es aber auf der Hand, dass diese Beziehung mit der Assimilation nichts zu thun haben kann. Es gibt aber in einem lebenden Organismus ausser der Assimilation noch andere complicirte chemische Processe, und ich halte es nicht für ausgeschlossen, dass ein bestimmtes farbiges Licht z. B. Vorgänge bei der Synthese beeinflussen könnte. In dieser Richtung mag vielleicht die Antwort nach dem Zweck der farbigen Markhyphen bei den exotischen *Sticta*- und *Cladonia*-Arten zu suchen sein.

Leider kann ich auch keine befriedigende Antwort auf die Frage geben, ob gewisse Farbstoffe der Flechtenrinde in einer ähnlichen Weise wirken wie das Phycoerythrin bei den Florideen. Da ich zu wenig Chemiker bin, um die Frage nach der Fluorescenzwirkung der einzelnen Flechtenfarbstoffe selbständig lösen zu können, so wandte ich mich an mehrere, mit diesen Stoffen wohlvertraute Fachmänner mit der Bitte um Auskunft über den fraglichen Gegenstand. Ich erhielt aber

theils verneinende, theils unsichere und ausweichende Antworten, muss also zu meinem Bedauern diesen wichtigen Punkt in suspenso lassen. Dafür habe ich meine Aufmerksamkeit auf einen anderen Gegenstand concentrirt, nämlich auf die Variabilität der Färbung ein und derselben Flechtenspecies und auf die Ursachen, welche diese Variabilität hervorrufen. Ich habe sogar über diesen Punkt mehrere Jahre hindurch einen besonderen Vormerk geführt und in demselben alle Eigenthümlichkeiten des Standortes jedes auffallend oder abnorm gefärbten Individuums sorgfältig notirt. Was nun die Ursachen anbelangt, welche die Lebhaftigkeit der Flechtenfarben beeinflussen, so kommt in erster Linie die Lichtintensität und in zweiter Linie die relative Luftfeuchtigkeit in Betracht. Diese Thatsache war schon den älteren Lichenologen, wie Meyer und Wallroth wohlbekannt. Im Übrigen liegen diese Dinge nicht so einfach, wie diese älteren Beobachter geglaubt haben. Ich selbst will alle meine diesbezüglichen Erfahrungen im folgenden Satz zusammenfassen: Jede Species ist für eine bestimmte Lichtintensität und Mischung der farbigen Strahlen gewissermassen abgestimmt. Ändern sich die äusseren Umstände in Bezug auf das Licht, so ändert sich nicht die Lichtstimmung der Flechte, denn diese ist ein Speciescharakter; was sich ändert, ist die Dicke und das Gefüge der Rinde, die Menge und Beschaffenheit der farbigen Secrete, die Behaarung, der Epithallus u. s. w. Nach meiner Auffassung besitzen also die Flechten die Fähigkeit, sich innerhalb gewisser Grenzen selbst jene Lichtmischung zu bereiten, die ihrer Lichtstimmung am besten entspricht. Die Lichtstimmung ist aber durchaus nichts Mystisches, Unklares, sondern das Ergebniss eines Compromisses zwischen den Lichtbedürfnissen der verschiedenen Flechtentheile. Denn höchst wahrscheinlich besitzen die Nähralgen bezüglich der Assimilation ein anderes Lichtoptimum als die reifenden Apothecien, diese wieder ein anderes als die Anlagen der Apothecien, um von den verschiedenen synthetischen und Gestaltungsprocessen gar nicht zu reden. Wenn aber auch die meisten Flechten im Stande sind, den ihnen

durch den Standort gebotenen Lichtgenuss entweder stark auszunützen oder beträchtlich zu vermindern; so reicht die Macht ihrer Mittel doch nur bis zu gewissen Grenzen; werden letztere dauernd nach oben oder unten hin überschritten, so kann sich die Flechte nicht weiter behaupten, und es tritt der Tod ein.

Hier ist auch der Ort, wo die biologische Bedeutung des Epithallus¹ einer näheren Erörterung unterzogen werden muss. Was hat es zu bedeuten, wenn sich z. B. die Hyphen des äussersten Thallusrandes einer *Lecanora*, *Lecidea*, *Sporastatia* oder *Opegrapha* etc. so färben und verdicken, dass ein schwarzer Saum entsteht, der sich auf der Kruste wie die verwaschene Grenzlinie einer Landkarte ausnimmt? Warum werden die jüngsten Thallusspitzen vieler Cladonien-, *Evernia*- und *Ramalina*-Arten dunkelbraun bis schwärzlich oder wie bei *Neuropogon* und *Ramalina carpathica* blau gefärbt, während der übrige Thallus dieser Flechten eine ganz andere Färbung zeigt? Ich glaube diese Fragen am besten zu beantworten, wenn ich darauf hinweise, dass in dem grenzartigen Saume oder in den heterogen gefärbten Thallusspitzen die jüngsten Gonidien verborgen liegen, welche von den fortwachsenden Hyphen aus den älteren Thallustheilen mitgezogen wurden. Diese oft noch sehr blassen Gonidien werden aber nur durch einen sehr dünnen Hyphenmantel geschützt, der nichts weniger als lückenlos ist. Nun zeigt sich aber das Chlorophyll junger Chromatophoren sehr empfindlich, namentlich gegen das directe Sonnenlicht, und die höheren Pflanzen besitzen eine ganze Reihe von Einrichtungen, welche die Zersetzung des Chlorophylls durch das directe Sonnenlicht verhindern.² Dürfen

¹ Über den »Epithallus« siehe das dritte Capitel der ersten Abhandlung: Der Flechtenthallus und Tafel I, 1, 3 und 5.

² Wiesner, Die natürlichen Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls der lebenden Pflanze. Festschrift zur Feier des fünfzigjährigen Bestehens der k. k. zool.-botan. Gesellschaft in Wien, 1876.

Derselbe, Pflanzenphysiologische Mittheilungen aus Buitenzorg. Diese Sitzungsberichte, Bd. 103, I. Abth., 1894, S. 15.

Ferner: v. Kerner, Pflanzenleben. 2. Bd. Über das Anthokyan als Schutzmittel gegen die Zerstörung des Chlorophylls durch allzu grosse Lichtintensität. S. 504.

wir uns darüber wundern, wenn wir ähnliche Schutzmittel auch bei den Flechten finden?

Auch bei den Laubflechten treffen wir auf Erscheinungen, die man, meiner Ansicht nach, nur vom Standpunkt der Schutzbedürftigkeit der jüngsten Gonidien vor dem directen Sonnenlicht befriedigend erklären kann. Es gibt nämlich Laubflechten, deren obere Rinde sich an gewissen Stellen des Randes dunkel bis schwärzlich färbt. Da auch ihre untere Rinde dieselbe Färbung besitzt, so macht es den Eindruck, als ob sich an diesen Stellen die untere Rinde über den Thallusrand hinweg kappenartig nach oben schlagen würde. Am häufigsten zeigen diese Eigenthümlichkeit *Menegazzia pertusa*, *Parmelia physodes*, *P. encausta*, *Cetraria glauca* etc. Durch dieselbe werden die jüngsten Gonidien des Thallusrandes, wo das lebhafteste radiale Wachsthum herrscht, unter eine schwärzliche Rinde gebracht, und ich sehe in dieser Rindenverfärbung abermals eine Einrichtung, welche in erster Linie den Schutz des zarten Thallusrandes vor den Wirkungen des directen Sonnenlichtes bezweckt. Zu Gunsten meiner Ansicht spricht noch der Umstand, dass die eben erwähnten Eigenthümlichkeiten (die heterogene Färbung der Thallusspitzen bei vielen Strauchflechten, die landkartenartigen Säume der Krustenflechten, die Kappenbildung vieler Laubflechten) bei den durch sie charakterisirten Species durchaus nicht immer in demselben Grade der Deutlichkeit entwickelt werden. Im Gegentheil, es lässt sich vielmehr leicht constatiren, dass diese Form des Epithallus nur an Orten zur schönsten Entwicklung gelangt, die durch eine grosse Lichtintensität ausgezeichnet sind.

Zu den Chlorophyllschutzmitteln rechne ich auch die schwarzen, rothen oder dunkelblauen Flecke oder Striche, welche an Orten entstehen, wo der Thallus Risse bekommen hat oder sonstwie verletzt worden ist. Denn auch in das Narbengewebe der verletzten Stellen werden die Gonidien nach und nach hineingezogen, vermehren sich daselbst oft lebhaft und bedürfen dann ebenfalls eines besonderen Schutzes. Zu diesen gefärbten Narbenbildungen liefern viele Arten der Gattungen *Cetraria*, *Parmelia*, *Lecanora* und insbesondere

auch die Krustenflechten mit dickem, rissigen Thallus zahlreiche Belege.

Sehr lehrreich liegen die Dinge bei jenen Flechten, welche sozusagen eine doppelte Rinde besitzen, nämlich ihre normale und noch eine zweite, welche von Fall zu Fall ausgebildet wird und gewöhnlich aus einem lockeren, lebhaft gefärbten Hyphen-netz besteht, das die eigentliche Rinde in einer ähnlichen Weise überzieht wie das grüne Gitter die Scheiben eines Glashauses. Als besonders instructive Beispiele nenne ich *Verrucaria purpurascens* und *Manzonina Cantiana* (I. Abh. Taf. I, 1, 3, 5).

Ursprünglich schützt die eben erwähnte, farbige Deckhyphe nur den fortwachsenden Thallussum und die Thallusrisse. Wenn aber diese Flechten an Orten grosser Lichtintensität wachsen, dann verbreitet sich die farbige Deckhyphe netzförmig über den ganzen Thallus und macht im Allgemeinen die Maschen des Netzes umso kleiner oder enger, je grösser die Lichtintensität ist. An zufällig verletzten Stellen der eigentlichen Rinde oder dort, wo die Ascusbehälter und Pykniden durchbrechen, also gewissermassen die Rinde ebenfalls verletzen, zieht die Deckhyphe ihre Maschen ebenfalls sehr eng zusammen.

Gelangt aber die Flechte im Verlauf ihres Wachstums an einen Ort, der dauernd beschattet ist, in eine lochartige Vertiefung des Felsens oder unter einen überhängenden Felsen, dann wird das Netz der Deckhyphe immer lockerer, ihre Färbung immer undeutlicher, und an den im eigentlichen Schatten vegetirenden Exemplaren fehlt sie ganz, obwohl auch dort noch Thallus und Ascusbehälter vollkommen normal zur Entwicklung gelangen.¹

Wie lässt sich nun diese Form des Epithallus, nämlich die »Deckhyphenbildung« erklären? Meiner Meinung nach nur durch die Annahme, dass die ursprünglich nur als Chlorophyllschutzmittel der Randzone functionirende Deckhyphe nach und nach zum Schutz des ganzen Thallus vor allzu greller

¹ Von diesen Verhältnissen habe ich mich an den natürlichen Standorten der Flechten wiederholt überzeugt, wie ich überhaupt alle Flechten, welche Erscheinungen des Epithallus darbieten, auf meinen Excursionen stets im Auge behielt.

Beleuchtung herangezogen wurde. Dass es sich aber dabei nicht bloss um eine einfache Abdämpfung des Lichtes, sondern auch um einen Farbeffect handelt, darauf scheint die oft sehr ausgesprochene Färbung der Deckhype hinzudeuten.

Anhangsweise möchte ich hier noch auf die Färbung der Hyphen des Hypothallus und der hypothallinischen Anhangsorgane hinweisen. Bei diesen, auf eine lange Functionsdauer berechneten Hyphen gibt es kein Chlorophyll, das geschützt werden müsste. Hier bedeuten die farbigen Substanzen wohl in erster Linie nur chemische Schutzmittel gegen die Angriffe der Thiere. Anderseits ist es aber auch bekannt, dass gewöhnliche (weisse) Mycelhyphen der Pilze im directen Sonnenlichte binnen wenigen Stunden zu Grunde gehen. Sollten die farbigen Substanzen, welche die Hyphen des Hypothallus und der hypothallischen Anhangsorgane bedecken, neben dem Schutze vor dem Thierfrass nicht zugleich auch etwas zu dem Schutze vor dem directen Sonnenlicht oder zur Förderung gewisser chemischer Processe im lebendigen Leib des Protoplasten beitragen?

Eine ähnliche Meinung habe ich mir auch bezüglich des Zweckes der Färbung mancher Flechtensporen und Conidien gebildet.

II. Das reproductive System.

Wenn wir unsere Aufmerksamkeit auf einige sehr niedrig stehende Ascomyceten richten, z. B. auf den in den Fruchtkörpern des Hallimasch parasitisch lebenden *Endomyces decipiens* Rees,¹ so kommen wir zu der Erkenntniss, dass der sogenannte Ascus morphologisch gleichwerthig ist mit den seitlich gebildeten Chlamydosporen. Beide sind nichts Anderes als apicale Anschwellungen der Seitenzweige, also besonders vergrösserte Mycelzellen, welche zu Propagationszwecken dienen, gleichwie die an anderen Zweigen desselben Mycels gebildeten Oidien.

Allerdings entstehen in den Sporenschläuchen die Sporen durch endogene Zellbildung, während im anderen Falle die

¹ Über den feineren Bau von *Endomyces decipiens* siehe Brefeld, Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie. IX. Heft, 1891.

Mycelzellen in toto zu Chlamydosporen oder Oidien werden. Allein die vergleichende Morphologie hat ergeben, dass alle drei Formen in einander übergehen können (Schliesssporen, Sporangiolen von *Chaetocladium* — Conidien von *Peronospora* und *Cystopus*). Mit anderen Worten: Conidien, Chlamydosporen, Sporangien und Asci sind verwandte Gebilde, beziehungsweise metamorphosirte Mycelzellen. Dass die Sporenbildung in den einem Falle exogen, in dem anderen endogen ist, involvirt nichts Mystisches. Denn beide Vermehrungsformen finden wir schon bei den niedrigsten Verwandten der Pilze, nämlich bei den Myxomyceten (*Ceratiium* und *Guttulina*). Sie beruhen in letzter Instanz auf der Fähigkeit der Theilung und Incystirung des Protoplasmas. Endogene Zellbildung ist Plasmatheilung innerhalb der Cystenhaut.

Die erwähnten Propagationsorgane, nämlich Chlamydosporen, Sporangien, Conidien und Asci bilden sich nur äusserst selten gleichzeitig an ein und demselben Mycel. So werden z. B. bei unseren *Endomyces* die Asci in den untersten und tiefsten Partien des Mycels, z. B. an den Lamellen des Hallimasch, die Oidien in den obersten Theilen desselben (auf dem Hute) gebildet. Noch häufiger tritt die zeitliche Scheidung in der Weise ein, dass zuerst die Conidien und später die Asci hervorgebracht werden. Wenn sie aber entstehen, so treten sie in der Regel massenhaft auf. Gewöhnlich findet man daher Mycelien, die nur Conidien oder nur Sporenschläuche produciren. Nicht selten zeigen auch diese productiven Mycelbezirke deutlich die Tendenz zur Absonderung, Begrenzung und Individualisirung. So entstehen Conidienbüschel und Ascushaufen. Wenn die Conidien- oder Ascusbildung durch längere Zeit andauert, dann entwickeln sich für diese Propagationsorgane leicht besondere Ernährungs-, Umhüllungs- und Schutzorgane, d. h. das Mycel baut dann für seine Conidien- und Ascushaufen besondere Gehäuse. Dass diese letzteren nichts Anderes sind als besonders modificirte und besonderen Zwecken angepasste Myceltheile, wurde schon im ersten Capitel des Näheren auseinander gesetzt.

Da die Flechten, insoweit sie Ascomyceten sind, zu der Gruppe der *Hymenoasci* gehören, so können wir gleich mit

der Frage beginnen, wie der Ascusbehälter bei dieser Gruppe entsteht.

Die erste Anlage desselben besitzt bekanntlich die Form eines Hyphenknäuels. Bei der Entstehung des Letzteren kann ein besonderes Initialorgan vorhanden sein oder auch nicht. Da ein grosser Theil der Forscher die Ascusbehälter für echte Früchte hielt, so wurde lange Zeit hindurch mit grosser Ausdauer nach dem Sexualapparat gesucht. Als dann durch de Bary,¹ Schwendener,² Fuisting³ und Andere festgestellt wurde, dass sich in jedem Ascusbehälter zwei ganz verschiedene Gewebe unterscheiden lassen, nämlich der Ascusapparat und der Hüllapparat, und dass ersterer in mehreren Fällen aus einem besonderen Initialorgan entspringe, so glaubte man allgemein in dem letzteren und in einzelnen, das Initialorgan umschlingenden Hyphen, die lang gesuchten Sexualorgane gefunden zu haben.

Diese Auffassung wurde aber sofort von van Tieghem,⁴ Brefeld⁵ und Anderen bekämpft, und da schliesslich auch die Anhänger der Befruchtungstheorie nicht in der Lage waren, den thatsächlichen Beweis ihrer Annahme zu erbringen, so musste

¹ De Bary, Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze. Leipzig, 1884. Hier auch genaue Angaben über seine Specialarbeiten.

² Schwendener, Über die Entwicklung der Apothecien von *Coenogonium*. Flora, 1862, 224.

Derselbe, Über die Apothecia primus aperta und die Entwicklung der Apothecien im Allgemeinen. Flora, 1864, S. 320.

³ Fuisting, De nonnullis Apothecii Lichenum evolvendi rationibus. Diss. inaugur. Berol. 1865.

Derselbe, Zur Entwicklungsgeschichte der Pyrenomyceten. Botan. Zeitung, 1867, 1868.

Derselbe, Zur Entwicklungsgeschichte der Lichenen. Ibidem, 1868.

⁴ Van Tieghem, Botan. Zeitung, 1876, S. 165.

Derselbe, Nouvelles obs. sur le développement du périthèce des Chaetomium. Bull. Soc. Bot. de France, t. 23, 1876.

Derselbe, Sur le développement de quelques Ascomycètes (*Aspergillus*). Ibidem, t. 24, 1877.

⁵ Brefeld, Untersuchungen über die Schimmelpilze. IV. Heft. — Auch Botan. Zeitung, 1876, S. 57.

Derselbe, Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie. IX. Heft.

dieselbe fallen gelassen werden.¹ Gegenwärtig sind wir an dem Ende einer mehr als dreissigjährigen Forschungsperiode zu der Erkenntniss gekommen, dass die Ascusbehälter der Ascomyceten und Flechten in einer rein vegetativen Weise entstehen.

Nach dieser Abschweifung wollen wir wieder zu unserem eigentlichen Thema zurückkehren.

Es wurde oben gesagt, dass die Anlage der meisten Ascusbehälter die Form eines Hyphenknäuels besitzt. Dieses Primordium wächst durch Einschiebung neuer Hyphenzweige, sowie durch Fächerung und Streckung beträchtlich heran. In seinem basalen Theile, seltener in seiner Mitte, findet man in der Regel sehr verschiedenartig gewundene oder gekrümmte Hyphe, die theils durch ihre Dicke, theils durch ihren Gehalt an plastischen Stoffen und Fett auffällt. Bald früher, bald später entsteht dann in der jungen Ascusbehälteranlage eine centrale Höhlung. In diese letztere wachsen von der Basis oder von den Seitenwänden her die ersten Paraphysen hinein und füllen sie bald wieder vollständig aus.

Bald darauf regt sich auch die vorerwähnte mit plastischen Stoffen erfüllte Hyphe (oder — wo ein solches vorhanden ist — das Initialorgan). Sie spriesst nämlich aus und bildet ein selbständiges, ebenfalls noch mit Protoplasma und Reservestoffen erfülltes Zweigsystem, das sich hauptsächlich unter der Paraphysenschichte ausbreitet; nämlich das ascogone Hyphen-system. Aus letzterem gehen die Asci als Ausstülpungen unmittelbar hervor. Indem die Sporenschläuche in die Höhe wachsen, müssen sie nothwendiger Weise die Paraphysen auseinander drängen. Letztere bilden dann sammt den Sporenschläuchen das Hymenium, während das ganze Gewebe unterhalb des Hymeniums Subhymenium, wohl auch Hypothecium genannt wird.

Inzwischen hat sich auch die äussere Seite des jungen Ascusbehälters verwandelt. Aus dem Hyphengeflecht ist nämlich ein gewöhnlich mehrschichtiges Pseudoparenchym geworden.

¹ Über diesen Punkt siehe auch das 5. Capitel meiner Entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen aus dem Gebiete der Ascomyceten: »Zur Frage über die Sexualität der Ascomyceten«, S. 68 des Separatabdruckes. Diese Sitzungsberichte, 98. Bd., 1889.

welches nun die Gehäusewand, das Excipulum, bildet. Letzteres kann dünn oder dick, weich oder hart, behaart oder unbehaart sein, kurz die mannigfaltigsten Veränderungen erleiden. Für die fernere Entwicklung des Ascusbehälters und namentlich für seinen späteren Habitus sind ganz besonders der Zeitpunkt und der Modus des Öffnens wichtig. Öffnet sich nämlich die Behälteranlage sehr frühe, z. B. kurz nach dem Entstehen der ersten Paraphysen, dann bekommt in der Regel das Hymenium bald eine tassenförmige, schüssel- oder scheibenförmige Gestalt (Discomyceten). Bleibt aber das Excipulum lang geschlossen und erfolgt die Sporenejaculation zuletzt durch eine ganz bestimmte Öffnung (ostiolum), so erhält das Hymenium eine krugförmige Gestalt (Pyrenomyceten). Es kann auch der Fall eintreten, dass sich das Excipulum gar nicht in einer bestimmten Weise öffnet, und dass die Sporen erst frei werden, wenn die Behälterwand verrottet (Cleistomyceten). Zu erwähnen ist noch, dass sich die Sporenschläuche meist als sehr lichtempfindliche, und zwar positive heliotropische Organe erweisen. Dieser Umstand erklärt auch die Thatsache, dass sich die Ascusbehälter in den weitaus meisten Fällen auf der Lichtseite des Substrates entwickeln. Die Sporen selbst entstehen in den Sporenschläuchen durch endogene Zellbildung. In dem ursprünglich körnigen und daher ziemlich undurchsichtigen Plasma des Sporenschlauches wird nämlich bald ein Zellkern sichtbar, der nachher so viele Zweitheilungen erfährt, als für die Sporenanzahl erforderlich ist. Die Kerne letzter Ordnung umgeben sich mit Protoplasma-hüllen und letztere mit festen Cellulosehäuten. Die so gebildeten Sporen sind ursprünglich einzellige Körper. Sie werden zur Zeit der Reife in der Regel mit grosser Kraft hinausgeschleudert. Dabei wird der Scheitel des Ascus entweder in verschiedener Weise aufgerissen¹ oder ganz abgesprengt. Nur in seltenen Fällen werden die Sporen nicht ejaculirt und verbleiben bis zur Verschleimung der Ascuswand im Schlauche. Dies ist in grossen Zügen die durchschnittliche Entwicklungsgeschichte der Ascusbehälter bei den echten Ascomyceten.

¹ Über den Spritzmechanismus siehe Zopf, Anatomische Anpassung der Schlauchfrüchte an die Function der Sporenentleerung. Halle, 1884.

Sehen wir nun zu, inwieferne die Entstehung der Flechten-ascumata von diesem Bilde abweicht. Da müssen wir vor allem fragen: wird auch bei den Flechten der Ascusbehälter immer in der Form eines Hyphenknäuels angelegt? Diese Frage kann nach dem gegenwärtigen Stand unseres Wissens unter der Bedingung bejaht werden, dass man die Podetien der Cladonien als metamorphosirte Ascusbehälter betrachtet. Das primordiale Hyphenknäuel kann aber exogen angelegt werden oder endogen, d. h. im Innern des Flechtenthallus oder aussen auf demselben. Die exogene Anlage kommt bei einigen Cladonien, Buellien und Calycien vor. Ich fand sie aber auch bei *Biatora lucida* und *Bacidea muscorum* (Sn.) Arn. Beide Flechten besitzen zuweilen einen Thallus pulverulentus, welcher sich in keiner Weise über das Soredienstadium erhebt. Trotzdem ist dieser myceliare Thallus oft mit Ascusbehältern übersät. Die Primordien der Apothecien sitzen entweder den Soredien auf oder sie bilden sich auch zwischen denselben, vollkommen isolirt. Im letzteren Falle sind sie bis zu einem gewissen Grade den soredialen Knäueln ähnlich, weil sie ebenfalls häufig Gonidien enthalten, wenn auch in geringerer Menge. Exogen wird das Primordium ausserdem noch in allen jenen Fällen angelegt, wo sich der Ascusbehälter direct auf dem Hypothallus bildet und nicht auf den Thallusschüppchen. Dies kommt bekanntlich bei mehreren Arten von *Buellia*, *Rhizocarpon* und *Catocarpus* vor. Es sind dies meistens Flechten, deren Hypothallus zugleich ein echter Prothallus ist, welcher die Fähigkeit besitzt, sich in ähnlicher Weise saprophytisch zu ernähren, wie der Prothallus der Graphideen. Bei diesen Flechten scheint die Anpassung an das Zusammenleben mit einer gewissen Alge noch nicht hinreichend befestigt und die Befähigung zu einer saprophytischen Lebensweise noch bis zu einem gewissen Grade erhalten zu sein. Darauf deutet ausser dem ausdauernden Prothallus noch der Umstand hin, dass gerade bei diesen Formen noch hie und da auch sogenannte *formae saprophytae* vorkommen. Es darf uns deshalb auch nicht wundern, dass der Ascusbehälter nicht auf den Thallusschuppen, sondern auf dem Prothallus entsteht.

Bei *Lecidella sabuletorum* Schreb. v. *enteroleuca* Fr. konnte ich übrigens die interessante Thatsache constatiren, dass

die Ascusbehälter theils auf dem blauen Hypothallus, theils auf der gonidienführenden Kruste gebildet werden. Ausser in den erwähnten Fällen treffen wir noch bei *Sphyridium*, bei den Calycien und Graphideen exogene Ascusbehälteranlagen.

Bei dem Gros der Flechten entsteht jedoch diese Anlage endogen, und zwar entweder in der Gonidienschichte oder hart unterhalb derselben. Dass gerade dieser Ort bevorzugt wird, ist begreiflich. Denn hier sind die Hyphen verhältnissmässig noch am wenigsten differenzirt; auch gewährt die Stelle dem Primordium den Schutz der Lage und eine möglichst ausgiebige Ernährung. Wenn sich das Primordium später vergrössert, durchbricht es gewöhnlich die Rinde. Bei den pyrenocarpen Flechten dehnt sich jedoch das Perithecium gewöhnlich mehr nach unten aus, als nach oben und kann selbst bis zu dem Hypothallus vordringen, wo ein solcher vorhanden ist. Wenn sich dann noch der basale Theil des Excipulums verfärbt und mit Hyphen bedeckt, die denen des Hypothallus ähnlich sehen, so entsteht der Schein, als ob die Perithecieen ursprünglich aus dem Hypothallus hervorgegangen wären und später den gonidienführenden Thallus durchwachsen hätten. Solche Perithecieen findet man z. B. bei *Catopyrenium cinereum* Pers. und *Verrucaria nigrescens* Pers. und *V. fusco atra* Wallr. etc.

Die Initialorgane der Primordien sind bei den Flechten ziemlich spät aufgefunden worden, nämlich 1877 von Stahl,¹ und zwar in der Form eines schraubig gewundenen Archicarps mit dem Trichogyn bei den Collemaceen (Fr.).

Später fand Lindau² ähnliche Organe bei *Anaptychia ciliaris* S., *Ramalina fraxinea* L., *Parmelia tiliacea* Hoffm., *Xanthoria parietina* L., *Lecanora saxicola* Poll., *Lecanora subfusca* L., *Lecidea goniophila* Fl. f. *enteroleuca*, Wainio bei *Pyrenopsis*-Species, *Usnea laevis* (Gschw.), *Sphaerophoropsis stereacauloides* Wainio, *Coccocarpia pellita* Ach., ferner bei einigen Arten von *Cladonia* und *Pseudopyrenula*. Ich selbst sah

¹ Stahl, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten. 1. Heft. Über die geschlechtliche Fortpflanzung der Callomaceen. Leipzig, 1877.

² G. Lindau, Über die Anlage und Entwicklung einiger Flechtenapothecien. 1888.

sie sammt Trichogyn bei *Acarospora cineracea* Nyl. f. *pycnidi-fera*¹ und ohne Trychogyn in den Primordien von *Thamnotia vermicularis* Sw.²

Lange Zeit hindurch hielt man nach Stahl das Carpogon mit dem Trichogyn für ein sexuelles Organ und stellte sich den Befruchtungsprocess in ähnlicher Weise vor, wie bei den Florideen, nämlich als eine Copulation der »Spermatien« mit der Spitze des Trichogyns. Da aber von Cornu,³ Möller,⁴ und Brefeld⁵ nachgewiesen wurde, dass die vermeintlichen Spermatien echte Conidien sind, aus denen sich in einer geeigneten Nährlösung ein ganzer Thallus züchten lasse, so musste die obige Befruchtungstheorie fallen gelassen werden. Ich selbst halte, wie schon in einem anderen Capitel auseinander gesetzt worden ist, das schraubige Carpogon für eine Sammel- und Leithyphe für Protoplasma- und Nährstoffe, das Trichogyn aber für einen Bohrer, der den Zweck hat, die Decke über der Leithyphe zu durchstechen und der Luft zum Carpogon und später zum Primordium directen Zutritt zu sichern. Der Gedanke, dass das Trichogyn vielleicht ein Durchlüftungsapparat sein könnte, wurde zuerst von van Tieghem⁶ ausgesprochen. Ich habe mich aber überzeugt, dass dies wirklich so ist und zugleich die

¹ Auf die besonders schöne Entwicklung des Carpogons bei *Acarospora cineracea* wurde ich durch Herrn Dr. Zahlbruckner aufmerksam gemacht. Derselbe hatte auch die grosse Güte, mir sein Herbarexemplar zur Untersuchung zu überlassen.

² Das Carpogon von *Thamnotia* hat die Form einer Woronin'schen Hyphe und scheint erst ziemlich spät zu entstehen, nachdem die Primordien bereits ein parenchymatisches Aussehen gewonnen haben.

³ Cornu, Sur les Spermaties des Ascomycètes, leur nature, leur rôle physiologique. Comptes rendus de l'acad. des sciences. 1876.

Derselbe, Reproduction des Ascomycètes. Stylospores et spermaties etc. Annales des sciences nat. 1876.

⁴ A. Möller, Über die Cultur flechtenbildender Ascomyceten ohne Algen. Münster, 1887.

⁵ Brefeld, Untersuchungen aus dem Gesamtgebiet der Mykologie. IX. Heft.

⁶ Van Tieghem, Neue Beobachtungen über die Fruchtentwicklung und die vermeintliche Sexualität der Basidiomyceten und Ascomyceten. Botan. Zeitung, 1876.

Methode abgegeben, durch welche sich jedermann von der Richtigkeit der obigen Ansicht selbst überzeugen kann.¹

Nicht immer zeigt die Leithyphe die Form eines schraubig gewundenen Carpogons, zuweilen ist sie nämlich ganz gerade, wie z. B. nach Krabbe in den stark verzweigten Podetien der Cladonien oder sie nimmt auch blasen- bis wurstförmige Formen an, so z. B. nach Fünfstück² bei *Peltigera*, *Peltidea* und *Nephroma*. Man braucht übrigens kein Prophet zu sein, um vorausszusehen, dass über kurz oder lang solche ascogone Leithyphen für die Ascomata aller Gattungen werden aufgefunden werden.

Die Existenz von ascogonen Hyphen in der Subhymenialschichte (Hypothecium) ist eigentlich selbstverständlich, es fragt sich nur, ob diese ascogonen Hyphen von einer einzigen Hyphe (Zelle) abstammen oder nicht.

Was das Öffnen oder Aufplatzen der ursprünglich kugeligen und ringsum geschlossenen Ascusbehälteranlagen betrifft, so kann dasselbe entweder sehr früh erfolgen, d. h. kurz nach dem Auftreten des ersten Paraphysenbündels oder um Vieles oder Weniges später, oft erst nach vollständiger Ausbildung der Lamina. Im ersteren Falle entsteht gewöhnlich der Schein eines apothecium primus apertum, wie z. B. bei vielen Lecideen, im zweiten Falle kann sich das Excipulum so spät öffnen, dass ein Theil der hierher gehörigen Apothecien lange Zeit hindurch für angiocarpe Ascusbehälter gehalten worden sind, wie z. B. bei *Sphaerophorus*, *Manzonia*, *Pertusaria* etc.

Das Gehäuse (Excipulum proprium) unterliegt bei den Flechten ähnlichen Strukturveränderungen wie bei den Ascomyceten.

Bei *Phialopsis*, *Petractis*, *Gyalecta*, *Thelotrema* etc. ist es sehr dick und reißt oft in einer ganz charakteristischen Weise auf. Bei vielen Arten von *Biatora*, *Bacidea* etc. ist es dagegen sehr dünn. In anderen Fällen wieder wird es sammt dem Hypothecium korkartig zähe, oder hornartig bis kohlig, hart, bei

¹ Siehe das Capitel: Die Durchlüftung des Flechtenthallus dieser Abhandlung.

² Fünfstück, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lichenen. Berlin, 1884.

anderen wieder endlich bleibt es weich und kann sogar eine gallertige Consistenz zeigen. Dass die Ascusbehälter ausserdem noch durch Flechtensäuren und andere Farbstoffe in der mannigfaltigsten Weise tingirt und geschützt sind, wurde schon in einem früheren Capitel ausführlicher besprochen.

Nach dem Gesagten könnte es den Anschein gewinnen, dass bei den Flechten das Ascushymenium immer im Sinne eines ringsum geschlossenen Primordiums angelegt werde. Dem ist aber nicht so. Bei den Cladonien z. B. entsteht das Hymenium, wie Krabbe festgestellt hat, rein exogen, d. h. es entstehen auf den Podetien zuerst die Paraphysen, und zwar durch Verzweigung der gewöhnlichen vegetativen Hyphen, und später werden die Spornschläuche nachgeschoben. Letztere gehen aus den Verzweigungen der Eiweiss leitenden Hyphe hervor. Ein Excipulum wird natürlich in diesem Falle nicht gebildet. Das sind also die wahren apothecia primus aperta. Bei *Stereocaulon* verhält sich die Sache ganz anders. Hier gehen die Pseudopodetien, wie ich mich bei *St. nanum* Ach. überzeugt habe, nicht aus einem Primordium hervor, wie bei *Cladonia*, sondern es legen sich einzelne Hyphen des primären Thallus parallel an einander, so dass ein Hyphenstrang entsteht, der sich später bogenförmig aufrichtet. Damit ist die erste Anlage des Pseudopodetiums gegeben. Auf diesen Pseudopodetien entwickeln sich aber die Apothecien ganz wie bei den übrigen Flechten aus kuglig geschlossenen Primordien, in deren Inneren dann das Hymenium angelegt wird. Wenn sich später das Primordium öffnet, so entsteht aus der Primordiumwand wieder ganz wie bei den meisten übrigen Flechten ein Excipulum proprium, ja bei einer bestimmten Gruppe sogar ein Excipulum thallodes. Auf den aus einem Primordium hervorgegangenen Podetium von *Cladonia* entstehen also die Apothecien ohne Primordium, also rein exogen, bei den ohne Primordium entstehenden Pseudopodetien von *Stereocaulon* dagegen entwickeln sich die Apothecien aus einer anfangs geschlossenen Anlage und das Hymenium¹ entsteht endogen. Diese Parallele scheint mir ebenso interessant wie lehrreich zu sein.

¹ Die Anlage des Hymeniums ist nicht zu verwechseln mit der Anlage des ganzen Apotheciums. Letztere kann auch bei *Stereocaulon* exogen, d. h.

Indem wir nun den Faden unserer Erörterung wieder aufnehmen, muss betont werden, dass auch bei den Flechten, gleichwie bei den echten Ascomyceten in den weitaus meisten Fällen die Paraphysen durch Aussprossung der gewöhnlichen vegetativen Hyphen entstehen. Doch zeigen sie bei den Flechten in Bezug auf Gliederung, Verzweigung, Consistenz, Verwachsung, Vergallertung und Färbung eine sehr grosse Mannigfaltigkeit. In vielen Fällen bilden die Paraphysen über den jungen Sporenschläuchen eine schützende Decke, die oft sehr fest werden kann, wie z. B. bei manchen Graphideen und Lecideen. Dann sind sie in der Regel durch Verdickung und Cuticularisierung ihrer Zellwände oder durch Gallerthüllen, Flechtensäuren etc. auch selbst geschützt und zu einer längeren Functionsdauer befähigt. Wenn aber die Asci durch andere Mittel geschützt werden, wie z. B. durch Thalluswarzen (Pertusarien) oder durch ein festes, nach oben zu fast geschlossenes Gehäuse (pyrenocarpe Flechten), dann werden die Paraphysen in der Regel schon frühzeitig zur Ernährung des Asci verwendet und verschleimen.

Mit den Paraphysen morphologisch verwandt sind die Periphysen, jene Trichome, welche gewöhnlich den Mündungscanal der Perithecieen auskleiden und verengen. Da sie sehr elastisch sind, glaubt man, dass sie den Spritzmechanismus der Sporenschläuche durch einen von oben nach unten zu wachsenden Gegendruck verstärken. Für den Systematiker sind sie insoferne wichtig, weil er aus ihrem Vorhandensein jederzeit sicher auf den angiocarpen Charakter des Ascusbehälters schliessen darf.

In Bezug auf die Entwicklung der Sporenschläuche aus den ascogonen Hyphen und die Entstehung der Sporen im Innern der Asci, sowie in Bezug auf den Spritzmechanismus unterscheiden sich die Flechten kaum von den verwandten echten Ascomyceten. Nur bei den Coniocarpeen (Meyer) *Wainio* werden die Sporen nicht herausgeschleudert, sondern sie werden

oberflächlich auf dem Thallus entstehen, z. B. bei *St. plicatum* Ach. Das Hymenium aber bildet sich auch in diesem Falle endogen, d. h. im Inneren des kugelig geschlossenen Primordiums und wird erst später durch Zerreissung der Hülle freigelegt.

erst dann frei, nachdem die zarte Ascuswand zu Grunde gegangen ist.

Die reifen Sporen dieser Flechtengruppe haben keine Adhäsion zu einander, sondern bilden lose, staubartige Massen, welche von dem Winde in einer ähnlichen Weise ausgesät werden, wie die Pollenkörner der anemophilen Blüten.¹ Da die Ausstreuung der Sporen nur bei trockenem Wetter erfolgen kann (denn bei nassem kleben die Sporen an einander und an die Apothecienwand), ihre Auskeimung dagegen nur bei nassem, so müssen sie dazu befähigt sein, die Zeit der Trockenheit ohne Nachtheil zu überstehen. Das ist auch in der That der Fall, denn die meisten der hierher gehörigen Sporen besitzen dicke, cuticularisirte und meist dunkel gefärbte Membranen und bewahren ihre Keimungsfähigkeit durch lange Zeit.

Die normale Zahl der Sporen in einem Ascus ist auch bei den Flechten 8. Doch haben z. B. *Phlyctis argena* (Ach.) Kbr., *Myxodictyon chrysosticta* Mass., *Umbilicaria pustulata* Hoffm., *Megalospora sanguinaria* (L.) Mass. und mehrere *Pertusaria*-Arten nur eine, andere *Pertusaria*-Species, sowie einige *Stigmatomma* und *Dermatocarpon* typisch zwei, *Pertusaria coronata* (Ach.) Nyl. und *P. sulphurella* 4, *Biatorella geophana* 16, bei *Lecanora cateilea* (Ach.) Nyl. 12—16, bei *Synalissa ramulosa* (Schr.) Kbr. 16—32, bei *Acarospora glaucocarpa* Wahlbg., *Epigloea bactrospora* Zuk. und *Thelocarpon Laureri* (Fw.) Nyl. zahlreiche Sporen. Ob die 1—4sporigen Schläuche dadurch entstehen, dass die Theilung des Zellkernes nur so weit vorschreitet, oder auf dem Fehlschlagen einiger bereits gebildeter Zellkerne beruht, ist noch nicht untersucht.

Ursprünglich sind alle Sporen einzellig, die mehrzelligen Sporen, und zwar sowohl die quergetheilten, als auch die mauerförmigen werden von Tavel² als sehr frühzeitig auftretende Keimungserscheinungen gedeutet.

Die meisten Sporen enthalten ausser dem Keimplasma auch noch Reservestoffe, letztere gewöhnlich in der Form eines fetten Öles. Von den Reservestoffen besitzen die grossen Sporen

¹ Über diesen Punkt siehe Kerner, Pflanzenleben, 2. Theil, S. 103.

² Tavel, Vergleichende Morphologie der Pilze, 1892, S. 51.

natürlich auch einen grösseren Vorrath, als kleinen. Deshalb entwickeln auch letztere gewöhnlich nur 1—2 Keimschläuche und ein kleines Mycel, erstere zahlreiche Keimschläuche und ein grosses Mycel.

Da die grossen Sporen offenbar mehr Chancen besitzen bis zur Thallusbildung vorzuschreiten als die kleinen, so herrscht bei mehreren alten und offenbar sehr gut angepassten Flechtengattungen die Tendenz vor, die Sporenzahl zu vermindern, die Sporengrösse dagegen zu steigern (*Stigmatomma*, *Dermatocarpon*, *Pertusaria*, *Umbilicaria* etc.).

Viele Flechtensporen besitzen auch eine derbe, cuticularisirte Membrane, eine mehr oder minder dicke Gallerthülle und sind überdies durch Flechtensäuren und durch andere Farbstoffe tingirt. Die dicken Häute, die Gallerthüllen und die Farbstoffe dürften wohl, unbeschadet anderer Functionen, vorzüglich als Schutzmittel gegen die Angriffe kleiner Thiere dienen. Die grünliche, oder bläulich grünliche Färbung mancher Flechtensporen hat zu verschiedenen Missdeutungen Anlass gegeben; es hat sich jedoch herausgestellt, dass keine einzige Flechtenspore Chlorophyll oder einen physiologisch gleichwerthigen Farbstoff enthält.

Am weitesten entfernen sich viele Flechtenapothecien von den gleichwerthigen Ascusbehältern der echten Ascomyceten durch die Entwicklung eines Excipulum thallodes. Die Ausbildung des letzteren hängt wahrscheinlich einerseits mit der langen Lebens- und Functionsdauer der betreffenden Apothecien, anderseits mit einer gewissen üppigen Entwicklung des gonidienführenden Thallus zusammen. Solche langlebige und periodenweise Sporen producirende Apothecien bedürfen nämlich nicht nur ausreichender Schutzmittel, sondern auch einer ausgiebigen Ernährung, welche eben durch den thallodischen Mantel bewirkt wird. Für die Richtigkeit dieser Ansicht spricht auch der Umstand, dass die angiocarpen Ascusbehälter nur äusserst selten ein Excipulum thallodes entwickeln. Die Ursache dieser Erscheinung liegt offenbar darin, dass die Perithechien ohnehin gewöhnlich ganz oder theilweise in den gonidienführenden Thallus versenkt und dadurch in Bezug auf ihre Ernährung günstig situirt sind.

Die scheinbaren Ausnahmen — nämlich *Sporodictyon* und *Segestrella* — bestätigen nur die Regel. Denn bei den eben genannten zwei Gattungen ist die Kruste so dünn, dass ein ausgiebiges Versenken des Peritheciums in dieselbe nicht gut möglich ist. Deshalb ziehen die grossen, weit aus der Kruste hervortretenden Perithecieen einen Theil des Thallus mit in die Höhe, um sich mit dessen Hilfe besser ernähren zu können. Man könnte mir zwar einwenden, dass unter den Lecideen auch viele ausdauernde Apothecien vorkommen, die sich ohne Excipulum proprium behelfen. Das ist allerdings richtig, allein gerade die Lecideen und Graphideen sind höchst wahrscheinlich, phylogenetisch genommen, sehr junge Flechtenfamilien, bei denen die Fähigkeit zu einer theilweisen saprophytischen Ernährung noch nicht ganz erloschen ist. Darauf deutet neben dem hier oft auftretenden exogenen Primordium der schwach entwickelte, zuweilen sogar rudimentäre Thallus, sowie das gelegentliche Vorkommen der *Formae saprophytae*.

Was übrigens das Excipulum thallodes anbelangt, so ist noch nachzutragen, dass es neben der Ernährung des Ascusbehälters, auch noch durch Ausscheidung von Flechtensäuren, durch Wallbildungen und Sprossungen, nicht selten dazu beiträgt, die Schutzmittel der Apothecien zu verstärken.

Nicht immer erzeugt die ganze Lamina der Flechtenapothecien Sporenschläuche. Bei *Pertusaria* z. B. kann sich das Hymenium durch Bildung eines sterilen Zwischengewebes theilen, wodurch isolirte Theilapothecien zu Stande kommen. Bei *Gyrophora* bilden sich auf der Lamina des Apotheciums ringförmige Zonen, in denen sich die Asci entwickeln. Diese Zonen werden durch je einen schmalen Streifen eines festen sterilen Gewebes von einander getrennt. Der Zweck dieser Rillenbildung ist nicht klar. Doch möchte ich darauf aufmerksam machen, dass die Asci in den ringförmigen Zonen zwischen je zwei Wänden sterilen Gewebes, jedenfalls unter anderen Druckverhältnissen stehen als in einem gewöhnlichen Hymenium. Ich glaube daher, dass die Rillenbildung mit dem Spritzmechanismus in Beziehung steht. *Umbilicaria* ist überhaupt eine sehr

vorgeschrittene Flechtengattung, bei der namentlich die obere und untere Thallusrinde, der Durchlüftungsapparat, die Sporen etc. eine sehr weitgehende Differenzierung erfahren haben. Es darf uns daher nicht wundern, wenn auch behufs Ausschleuderung der schweren und grossen Sporen eine besondere Verstärkung des gewöhnlichen Spritzapparates platzgreift.

Manche Flechtenapothecien besitzen die Fähigkeit der Sprossung. Angedeutet ist letztere schon in den Apothecien von *Micarea prasina* Fr., indem bei dieser Flechte die Asci in rundlichen Gruppen auf der Lamina des Apotheciums erscheinen. Bei *Lecidea Pelati* und *Cladonia Papillaria* führen diese Sprossungen zu einem mannigfach gelappten Hymenium. Bei *Pertusaria* gehen jedoch diese Sprossungen nicht vom Hymenium, sondern vom Excipulum und bei *Phlyctis* vom Hypothecium aus. Die biologische Bedeutung dieser Sprossungen liegt offenbar in der Verlängerung der Lebens- und Functionsdauer des Ascusapparates. Den höchsten Grad der Sprossfähigkeit treffen wir bei den Ascusbehälterträgern von *Cladonia*. Die letzteren sind auch noch wegen ihrer Fähigkeit zur selbständigen Ernährung, durch Schaffung eines assimilirenden Mantels, besonders merkwürdig. Man kann sich auch eine Vorstellung von den Factoren machen, welche im Laufe der phylogenetischen Entwicklung die Entstehung der so mannigfach gestalteten Podetien bewirkten. Zu diesem Ende muss man sich daran erinnern, dass bei den Ascomyceten das ursprüngliche Mycel sehr häufig verschwindet, sobald die Ascusbehälter einen gewissen Grad der Ausbildung erlangt haben. Etwas Ähnliches treffen wir auch bei den Flechten und insbesondere bei den Lecideen, wo bekanntlich die Kruste nach Entwicklung der Apothecien oft ganz verschwindet. Zu den Lecideen gehört aber (nach Wainio) auch die Gattung *Cladonia*. Gegenwärtig können wir in Bezug auf die Entwicklung von Thallus und Podetium zwei Extreme unterscheiden, nämlich Formen mit schwach entwickelten und vergänglichen Thallus und sehr verzweigten und hoch differenzierten Podetien, wie *Cl. rangiferina*, *Cl. uncialis*, *Cl. gracilis*, *Cl. verticillata*, *Cl. retipora*, *Cl. amaurocraea* etc. und Formen mit nur angedeuteten Podetien, aber dafür mit kräftigem, blatt-

artigen Thallus, wie z. B. *Cl. endivaefolia*, *Cl. alpicornis* und *Cl. miniata* v. *sanguinea* etc. Diese Extreme nun scheinen mir die Richtung anzudeuten, in welcher sich die phylogenetische Entwicklung der Podetien bewegt hat. Denken wir uns zu diesem Zwecke als Urform eine *Cladonia*, die etwa dem heutigen *Baeomyces roseus* ähnelte, nämlich einen krustigen Thallus und ein gestieltes Apothecium besessen hat. Denken wir uns ferner, dass die Kruste rudimentär wurde oder ganz verschwand, ehe noch das Hymenium angelegt worden war. Wird in diesem Falle der Apothecienstiel nicht das Streben geäußert haben, sich trotz des Verschwindens der ernährenden Kruste am Leben zu erhalten? Wenn dies zugestanden wird, dann kann es anderseits nicht mehr Wunder nehmen, dass dieser Apothecienstiel sich theils saprophytisch ernährte, theils zufällig aufliegende Gonidien oder Soredien sich zunutze machte. Letztere Gewohnheit (*sit venia verbo*) wurde später, weil sie sich in einem hohen Grade nützlich erwies, fixirt. Dann trat als ein weiterer Factor der Gestaltung die Knospung hinzu, nach welcher jeder Spross bestrebt ist, wieder einen neuen, ihm ähnlichen Spross zu erzeugen. Den weiteren Ausbau der Podetien besorgten schliesslich die physiologischen Factoren. Dort aber, wo der ursprüngliche Thallus nicht nur nicht verschwand, sondern sich im Laufe der Vegetationszeit noch verstärkte und verbreitete, wurden auch die Apothecienanlagen gut ernährt, und es fehlte daher jeder Anstoss zur Podetienbildung. In diesen Fällen wurden sogar die Apothecienstiele nicht mehr weiter entwickelt, denn ein sich verlängernder Ascusbehälterstiel involvirt immer ein Streben nach besserer Situierung in Bezug auf Licht, Luft — kurz auf Ernährung.

Auch bei *Stereocaulon* zeigt der ursprünglich vorhandene Thallus die Tendenz, nach Aufrichtung der Pseudopodetien zu verschwinden. Da die letzteren aber nur aufgerichtete Bündel der ursprünglichen Thallushyphen sind, so liegt für sie die Frage der Ernährung ganz anders, wie bei *Cladonia*, weil sie einfach die Symbiose, welche sie in liegender Lage angefangen haben, in aufrechter Stellung nur fortzusetzen brauchen. Die Apothecienstiele von *Cladonia* mussten dagegen, ehe sie zur Anlage gonidienführender Mantelschüppchen gelangten, fortwährend alle

jene Tendenzen und Anlagen bekämpfen, welche sie zur endgiltigen Entwicklung des Apotheciums hindrängen.

Übrigens ist die Fähigkeit zur Thallusschüppchenbildung auch bei anderen Apothecien, wenigstens in nuce vorhanden. Ich verweise nur auf die von Fünfstück¹ näher untersuchte Thallusschüppchenbildung an den Apothecien von *Peltidea aphotosa*. Wie weit und ob die einzelnen Apothecien bei der Entwicklung des Excipulum thallodes selbstthätig betheiligt sind, muss erst für die Mehrzahl der Fälle näher untersucht werden.

Die biologisch interessanteste Anpassung der Flechten-ascusbehälter ist jedenfalls die Entwicklung und Ausstreuerung der Hymenialgonidien.² Die grosse biologische Wichtigkeit der gleichzeitigen Ausstreuerung von Sporen und Gonidien liegt so auf der Hand, dass ich mir hier jede weitere Erläuterung ersparen kann.

Man muss nur fragen, warum diese offenbar äusserst vortheilhafte Anpassung bei den Flechten so selten vorkommt? Darauf möchte ich antworten, dass die sogenannten Anpassungen sich nur im Rahmen der gegebenen morphologischen Bedingungen und in steter Concurrenz mit anderen Differenzirungen entwickeln können. Die Ausstreuerung der Hymenialgonidien setzt einen sehr entwickelten Spritzmechanismus voraus. Letzterer ist eigentlich nur bei den angiocarpen Ascusbehältern vorhanden, wo die enge Ejaculationsöffnung, im Verein mit den Periphysen und einer beutelförmig geschlossenen Perithecie wand die Schleuderkraft der Asci wesentlich verstärken. Nun besitzt aber der grösste Theil der Flechten gymnocarpe Ascusbehälter, welche diesen verstärkten Spritzmechanismus eben entbehren müssen. Die Entwicklung von Hymenialgonidien würde daher bei dieser Gruppe zwecklos sein, weil die eventuell entwickelten Gonidien doch nicht herausgeschleudert werden könnten. Sie würde überdies gegen das Princip der

¹ Fünfstück, Thallusbildung an den Apothecien von *Peltidea aphotosa*. Berichte der deutschen botan. Gesellschaft, 2. Bd., 1884, S. 447.

² Stahl, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten. 2. Heft. Über die Bedeutung der Hymenialgonidien. Leipzig, 1877.

Ökonomie verstossen, was nicht leicht vorkommt. Aber auch bei den angiocarpen Flechten sind die Hymenialgonidien selten. Dies lässt sich vielleicht dadurch erklären, dass die Bedingungen, welche es den Gonidien ermöglichen, zwischen den Paraphysen trotz des dort herrschenden grossen Druckes lebend und vermehrungsfähig zu bleiben, nur selten gegeben sind.

Neben den Ascussporen sind als die weitverbreitetsten Propagationsorgane der Flechten die Conidien der Pykniden zu nennen. Es fällt auf, dass die Flechten ihre Conidien niemals ausserhalb eines Behälters offen auf einzelnen Trägern entwickeln, wie dies doch bei den echten Ascomyceten so oft der Fall ist. Wenn man aber näher zusieht, so verliert sich das Auffallende dieser Erscheinung. Denn weitaus die meisten Flechten besitzen einen Thallus corticatus. Die obersten Zellen der Thallusrinde sind aber entweder leblos oder so specialisirt, dass an ein Aussprossen derselben zu Conidienträgern gar nicht zu denken ist. Nur für den Thallus myceliformis wäre die Möglichkeit einer Conidienproduction gegeben, und an diesen ist in der That in jüngster Zeit von Neubner eine Oidienbildung beobachtet worden. Bei näherer Durchforschung der Thalli leprosi und pulverulenti dürften sich übrigens noch ähnliche Bildungen constatiren lassen.¹ Bei den übrigen Thallusarten war die Conidienproduction wegen der grossen Specialisirung der Rinde schon a priori auf bestimmte, im Innern des Thallus vorgebildete Mycelbezirke angewiesen. Die spätere Individualisirung der ursprünglich nur lose begrenzten Conidienlager, die Ausbildung einer pseudoparenchymatischen Hülle mit Ausführungschanal und Schutzmitteln erfolgte offenbar in langsamer Anpassung an die allgemeinen Lebensbedingungen jeder einzelnen Flechte. Die Pykniden werden bekanntlich nicht ejaculirt, sondern quellen in der Form eines schleimigen oder gallertigen Tropfens aus der Pyknidenöffnung heraus. Während die Ascussporen mit

¹ So habe ich z. B. bei *Coniocycles furfuracea* beobachtet, dass die Hyphen am Scheitel der Apothecienanlagen zuweilen (besonders an feuchten Standorten) winzige Zellchen abschnüren.

solcher Kraft herausgeschleudert werden, dass sie meistens ganz ausserhalb des Thallus zu liegen kommen, bleiben dagegen die Pyknoconidien in der Regel auf dem Thallus kleben. Da aber allenthalben kleine Thiere, wie Insecten, Spinnen, Kruster, Schnecken, Würmer etc. häufig genug über die Flechten kriechen, so ist es wahrscheinlich, dass in vielen Fällen die schleimig-kleberigen Pyknoconidien an verschiedenen Körpertheilen dieser Thiere hängen bleiben und durch letztere eine grössere Verbreitung finden dürften. Ob die Flechten aber bis zur Ausbildung bestimmter Anlockungsmittel oder sonstiger auf die Sporenverbreitung hinzielender Anpassungen an bestimmte Thiere gelangt sind, lässt sich derzeit nicht entscheiden. Wenn wir aber an die so auffallend roth gefärbten Ascus- und Pyknidenbehälter mancher Cladonien denken, so drängt sich uns unwillkürlich die Vermuthung auf, dass das leuchtende Roth neben der Function als chemisches Schutzmittel auch noch eine andere Bedeutung — etwa als Anlockungsmittel — haben könnte.

Wie weit der Regen, die Traufe und die Spülwässer des Schnees zur Verbreitung der Pyknoconidien beitragen, ist ebenfalls noch nicht erforscht.

Wenn man die Pyknoconidien der Flechten mit denen der echten Ascomyceten vergleicht, so findet man, dass bei den Flechten die Tendenz vorherrscht, die Grösse der Conidien zu reduciren, dafür aber ihre Zahl zu vermehren. Bei den Ascussporen kann man im Grossen und Ganzen das Umgekehrte constatiren. Bei den letzteren scheint nämlich die Naturwahl darauf hinzuarbeiten, möglichst vielzellige, grosse Sporenkörper zu züchten, in denen eine möglichst grosse Menge von Protoplasma und Reservestoffen zur Aufstapelung gelangen, um da noch überdies durch dicke Häute und Farbstoffe besonders geschützt zu werden — aber auf Kosten ihrer Zahl.

Die Flechten produciren also zwei ganz verschiedene Sporenarten. Die einen, nämlich die Ascussporen, sind ausdauernd, gross, mit Reservestoffen und Schutzmitteln versehen und werden durch einen besonderen Schleuderapparat weithin fortgeschneit. Die anderen sind winzig klein, von kurzer Lebensdauer und fast schutzlos und werden nicht ejaculirt.

Was die einen durch tüchtige Ausrüstung, sollen die anderen durch ihre grosse Zahl erreichen.

Viele Flechten verfügen übrigens noch über ein bei weitem wirksameres Propagationsmittel, als Ascus und Pyknosporen sind, nämlich über die Soredien. Wie sicher die letzteren die Verbreitung und Vermehrung einer Flechtenspecies unter Umständen bewirken können, zeigen bei uns z. B. *Bryopogon jubatum* und *Parmelia caperata*. Diese Flechten sind nämlich in unseren Gegenden überall gemein, trotzdem sie fast nie oder nur äusserst selten Apothecien erzeugen. Sie vermehren sich eben hauptsächlich durch die Soredien, denn wie weit bei dieser Vermehrung die Pyknosporen in Betracht kommen, dies zu beurtheilen, fehlt uns vorläufig jeder Massstab.

Wenn aber auch die Soredienbildung bei den Flechten eine häufige Erscheinung ist und als ein normaler Vorgang aufgefasst wird, so darf man doch nicht vergessen, dass die Soredienbildung eigentlich auf einer Störung der Wachstums-harmonie beruht. Denn wenn diese nicht gestört ist, so bleibt im Allgemeinen die Continuität der Rindenschicht erhalten, weil letztere die Fähigkeit besitzt, durch interculare Theilungen und Streckungen dem peripherischen Wachsthum zu folgen und gefährliche Spannungen und Zerreissungen zu vermeiden.

In vielen Fällen stirbt auch die Rinde allmählig in der Richtung von aussen nach Innen ab, wird aber in demselben Verhältniss, als sie von obenher abstirbt, von den Hyphen der Gonidienschichte aus immer wieder reconstruirt, wobei häufig eine Anzahl von Gonidien in dem lückenlosen Rindengewebe eingeschlossen wird und zu Grunde geht. Die Continuität der Rinde ist überhaupt eine Eigenschaft, zu deren Ausbildung die Flechten oft complicirte Mittel anwenden. Jeder Unterbrechung dieser Continuität liegt in den meisten Fällen ein krankhafter Process zu Grunde. Umso merkwürdiger ist es, dass ein ursprünglich krankhafter Process in einen normalen Propagationsact verwandelt wird. Eine weitgehende Anpassung hat dies erreicht, indem sie bei gewissen Flechten in der allgemeinen Rinde verdünnte Stellen hervorbrachte, welche in einem etwas

vorgeschrittenen Entwicklungsstadium aufreissen und den äusseren Agentien einen directen Zutritt zu den entblössten Gonidienhäufchen gestatten mussten. Solche verdünnte Hautstellen treffen wir ausser den bereits erwähnten *Bryopogon jubatum* und *Parmelia caperata* auch noch bei *P. perlata*, *P. saxatilis* etc. In den genannten Fällen haben wir es mit einer ganz besonderen, die Soredienausstreuung bezweckenden Anpassung zu thun, welche nicht nur eigens präformirte Durchbruchsstellen, sondern auch eine bestimmte Verknäuelung von Hyphen und Gonidien, sowie auch einen bestimmten Trennungsmodus der gebildeten Soredien voraussetzt. Dazu treten noch besondere Schutzmittel für die fertigen Soredien, wie Flechtensäuren und andere Farbstoffe. In vielen anderen, vielleicht noch zahlreicheren Fällen brechen dagegen die Soredien nicht an bestimmten Hautstellen, sondern offenbar an den Stellen des geringsten Widerstandes, wie z. B. am Thallusrande hervor. Hier scheinen wir es nicht mehr mit einer festen, zum Speciescharakter gewordenen Anpassung, sondern mit einem Zustand zu thun zu haben, der sich nur unter besonderen Lebens- und Vegetationsbedingungen (wie z. B. bei grosser Feuchtigkeit bei gleichzeitiger geringer Lichtintensität) entwickelt (formae sorediatae). Letztere Fälle gehen ganz allmählig in solche über, bei denen der krankhafte Charakter der Soredienbildung ganz offenbar wird und die gewöhnlich mit dem Tode des soredienbildenden Individuums enden (*Pertusaria communis*, *Cetraria pinastri*, *Sticta aurata* etc.).

Der Ruin des Individuums kann entweder durch vollständige Verstäubung der Gonidienschichte bei gar zu üppiger Soredienbildung oder auch durch Aufblätterung der Rinde bei randständiger Soredienbildung erfolgen.

Bei den Flechten mit endogenem Thallus kann es ebenfalls zu einer Soredienproduction kommen, insoferne sich der Thallus mit kleinen, rundlichen Prolificationen oder Knötchen bedeckt, welche leicht abfallen. Streng genommen stellen diese Prolificationen, wie solche z. B. häufig bei *Collema* auftreten, kleine Algencolonien dar, die aber bereits von einzelnen Hyphen des Flechtenpilzes durchzogen werden. Da diese Algencolonien beide Componenten des Flechtenthallus in einer ähnlichen

Weise enthalten wie die Soredien, so können sie auch in einer ähnlichen Weise biologisch wirksam werden, nämlich als Propagationsorgane der Flechte.

Manche Flechten, die im trockenen Zustande sehr fragil sind und dabei in ausgedehnten Beständen wachsen, wie z. B. viele Cladonien, Cetrarien und *Stereocaulon*-Arten, vermehren sich auch durch Thallusfragmente. Es hat daher nicht viel zu bedeuten, wenn z. B. grosse Thiere, wie Rinder, Pferde, Rennthiere und Alke, weidend über die Flechtenwiesen schreiten und dabei zahlreiche Thallusbestände zerbröckeln. Die einzelnen Thallusstücke bleiben lebend und werden vom Winde weithin zerstreut, um an anderen Stellen der Hochebene oder der Tundra neue Individuen zu bilden. So können gewisse Eingriffe der Aussenwelt, welche andere, höhere Pflanzen mit der Vernichtung bedrohen würden, für viele Flechten zur Quelle der Verbreitung werden.

Aus dem Gesagten erhellt, dass für die Fortpflanzung und Vermehrung der Lichenen auf das reichlichste vorgesorgt ist, und zwar durch Ascussporen, Conidien, Soredien und Thallusfragmente.

Allerdings hängt die Entstehung eines Flechtenthallus, wenn man nur die beiden erstgenannten Propagationsmittel ins Auge fasst, von dem zufälligen Zusammentreffen der Flechtenpilzhyphen und Nähralgen ab. Manche Forscher sind deshalb auch geneigt, die Soredien für die Hauptfortpflanzungsorgane der Flechten zu halten. Wenn aber diese Ansicht richtig wäre, so könnte man nicht verstehen, warum bei den meisten Flechten so viel Bildungsmaterial und so viele Schutzmittel auf die Erzeugung zahlreicher Ascusbehälter verwendet werden. Eine derartige Verschwendung von Material und Kraft, oder mit anderen Worten, einen derartiger Verstoss gegen die Ökonomie des Wachstums dürfen wir wohl kaum voraussetzen. Damit soll jedoch keineswegs geleugnet werden, dass in einzelnen Fällen die Fortpflanzung und Verbreitung hauptsächlich durch die Soredien geschieht. Allein in diesen Fällen sind entweder die Ascusbehälter sehr selten oder die Ascussporen tragen deutliche Kennzeichen der beginnenden Rückbildung. Ich glaube auch, dass die Wahrscheinlichkeit für die Auf-

findung der passenden Nähralgen durch die Hypothallusgebilde im weitesten Sinne nicht ganz so gering ist, wie gewöhnlich angenommen wird. Ich schliesse dies aus verschiedenen Beobachtungen. Als ich mich nämlich mit dem Eindringen der blaugrünen Gonidien in den Thallus von *Solorina saccata* beschäftigte, konnte ich nur sehr schwer einen genügend jungen Thallus auffinden, in welchen von untenher der Nostoc noch nicht eingedrungen war. Wenn also schon auf das Eintreffen einer zweiten, für das Leben der betreffenden Flechte gar nicht unentbehrlichen Gonidienart fast mit mathematischer Sicherheit gerechnet werden kann, warum sollte man eine geringere Wahrscheinlichkeit für die Erlangung der normalen Gonidien annehmen? Ausserdem besitzen die aus den Sporen oder Conidien hervorgegangenen Mycelien vieler Flechten, wie schon wiederholt betont worden ist, die Fähigkeit zu einer längeren saprophytischen Lebensweise und dürften überdies auch noch durch einen gewissen Chemotropismus zu den Nähralgen hingeleitet werden.

Wer übrigens dazu geneigt ist, auf die Vermehrung durch die Soredien ein allzu grosses Gewicht zu legen, möge doch bedenken, dass es sehr viele und noch dazu allgemein verbreitete Krustenflechten gibt, die nie Soredien erzeugen.¹

¹ Dieses Capitel ist vor etwa 11½ Jahren beendet worden. Seit dieser Zeit sind einige Arbeiten, namentlich von Dangeard* und Harper** erschienen, welche auf Zellkernstudien fussen, die nach den neuesten Methoden und mit allen Mitteln der modernen Mikrotechnik durchgeführt wurden. In Folge dieser Arbeiten hat die Frage nach der Sexualität der Ascomyceten eine erhöhte Actualität gewonnen. Diese neuesten Untersuchungen scheinen nämlich zu dem Schlusse zu führen, dass der einzelne Ascus, als eine Art von Oogonium aufgefasst werden muss. Wenn sich aber auch letztere Behauptung als richtig erweisen sollte, so dürfte dies die im obigen Capitel gegebenen Ansichten über die Entstehung der Apothecien, Perithechien und Pykniden durch locale Anhäufung der Asci und Conidienträger und nachträgliche Ausbildung des Hüllapparates durch Anpassung an die äusseren Lebensbedingungen kaum wesentlich alteriren.

* La Reproduction sexuelle des Ascomycètes. Le Botaniste, 1894, S. 21. Comptes rendus de l'Acad. No. 19, 1894.

** Die Entwicklung des Peritheciums bei *Sphaerotheca Castagnei*. Deutsche botan. Gesellsch. 1895, 10. Heft, S. 475.

III. Über den Einfluss des Klimas und des Substrates. — Flechtenkrankheiten.

Wir haben bis jetzt diejenigen Anpassungen des Flechtenthallus verfolgt, welche sich auf das Licht und die Feuchtigkeit, auf das Schutz-, Athmungs- und Transpirationsbedürfniss, sowie auf mechanische Rücksichten beziehen. Ausser den genannten Factoren werden aber die Flechten auch noch von der Wärme, dem Substrate, den Winden, von dem Luftdruck, kurz von dem gesammten Klima, sowie von den mit ihnen auf demselben Boden vorkommenden Thier- und Pflanzengenossenschaften mächtig beeinflusst. Bezüglich des ersten Punktes, nämlich der Wärme, besitzen die Flechten eine ausserordentliche Anpassungsfähigkeit,¹ welche sie befähigt, die grössten Extreme der Temperatur zu ertragen. In den Polarländern und auf den höchsten Spitzen der Gebirge sind die Flechten nämlich nicht selten einer Kälte von -40° C. und in manchen felsigen Bezirken der Sahara² dagegen einer Hitze von $+60^{\circ}$ C. ausgesetzt, ohne durch diese Extreme in ihrem Bestand gefährdet zu werden. Interessant ist es, dass sich sowohl die Flechten der *Regio alpina*, als auch die Polar- und Wüstenflechten durch ein und dasselbe Mittel schützen, nämlich durch eine mächtige Verdickung und Verdichtung ihrer Oberfläche (Rindenschichte). Dies mag auf den ersten Blick sonderbar erscheinen, wir finden indessen bei vielen Phanerogamen ein ähnliches Verhalten. So zeigt z. B. das eingerollte „Kälteblatt“³ eine ähnlich verdickte Cuticula wie die xerophilen Succulenten.

¹ Über die Beziehungen zwischen Wärme und Lichtintensität und die Ausnützung der letzteren durch die Pflanzen siehe das Capitel: Die Flechten als lichtbedürftige Organismen.

² Die Flechtenflora der Sahara ist allerdings sehr arm und besteht ausser dem bekannten *Chlorangium Jusuffii* noch aus *Ramalina arabum* und einigen Arten von *Heppia*, *Lecanora*, *Endocarpon*, *Lecidea*, *Collema* und *Synalissa*. In neuester Zeit hat zu den durch Hue (Addenda nova) angeführten Arten noch Steiner einige Formen hinzugefügt. Steiner. Ein Beitrag zur Flechtenflora der Sahara. Diese Sitzungsberichte, 104. Bd., I. Abth., S. 383 (1895).

³ Siehe Junger, Klima und Blatt in der *Regio alpina*. Flora, 1894. S. 219.

Obgleich die Flechtenpilze durch ihr Convivium mit den Algen eine grosse Unabhängigkeit von dem Substrate erlangt haben, so finden wir doch anderseits thatsächlich viele Flechtenarten nur auf ganz bestimmten Substraten, und die Lichenologen unterscheiden mit Recht zwischen Kaik-, Urgebirgs-, Sandstein-, Erd- und Rindenflechten. Die Bevorzugung eines bestimmten Substrates ist übrigens ohne weiteres verständlich, wenn wir bedenken, dass die verschiedenen Substrate sich nicht nur chemisch, sondern auch physikalisch von einander unterscheiden. Oft lässt das Schutzbedürfniss einer Flechte ein bestimmtes Substrat aufsuchen (hypophlöödische und calciscede Flechten).

Der Haushalt mancher Krustenflechten scheint sich übrigens nur theilweise auf die Alge zu stützen, und mitunter sind sie im Stande eine rein saprophytische Lebensweise zu führen (*formae saprophilae*).¹ Übrigens sind auch die Flechten ein und desselben Substrates gegenüber den übrigen äusseren Factoren sehr empfindlich. Ein schönes Beispiel hiefür liefert die von Kerner² beschriebene achtseitige Marmorsäule in Tirol, welche reichlich mit Flechten bewachsen ist. »Aber auf jeder Seite herrschen bestimmte Arten vor, und einzelne Species sind ausschliesslich nur auf eine der acht Seiten beschränkt.«

Dass auch das Klima einen grossen Einfluss auf die Flechtenwelt ausüben muss, ist selbstverständlich. Vor Allem wird es eine Auslese unter denjenigen Arten und Formen treffen, welche sich für einen gegebenen Klimatypus am besten eignen. Wenn aber die Klimafactoren sehr scharf ausgeprägt sind, wie z. B. in der Tundra oder in der tropischen Steppe, dann werden sie in der Regel auch der Flechtenflora einen gemeinsamen Stempel aufdrücken. Dieser gemeinsame Charakter dürfte sich auf die Dicke und Durchlässigkeit der Rinde, auf die Mächtigkeit des Transpirationssystems, auf die Schnelligkeit der Wasseraufnahme durch den Thallus, auf die Behaarung

¹ Eine solche saprophytische Form ist z. B. bei *Buellia parasema* häufig und wird als *f. saprophila* beschrieben. Sonst findet man solche saprophytische Formen noch bei *Acolium tigillare* und mehreren Arten von *Arthonia*, *Lecidea* und *Calycium*.

² v. Kerner, Pflanzenleben, 1. Bd., S. 228.

und Bezahnung¹ beziehen. Weil also ein sehr ausgeprägtes Klima seinen, den verschiedensten Familien angehörigen Flechten gewisse gemeinsame Eigenschaften verleiht, so kann man mit Recht von Schnee-, Thau-, Träufel- und Windflechten, sowie von xerophilen und hydrophilen, von Alpen-, Heide- und Waldflechten² sprechen. Die Schneeflechten z. B., welche während des grössten Theiles des Jahres unter dem Schnee verborgen liegen, werden sich durch ein sehr entwickeltes Transpirationssystem, aber durch ein nur geringes Wasserleitungsvermögen auszeichnen (*Cetraria*

¹ Bei den Flechten stehen die Zähne und Thallusspitzen in erster Linie im Dienste der Wasseraufnahme, wie man sich durch den Versuch direct überzeugen kann. In zweiter Linie dienen sie auch der Transpiration. Bei den aufrecht wachsenden Flechten nämlich, wie z. B. bei den meisten Cladonien und Cetrarien werden die Zähne und Spitzen des nassen Thallus zuerst trocken, während die unteren Thalluspartien noch lange feucht bleiben. Beim Trocknen aber tritt in vielen Fällen an die Stelle des zwischen den Hyphen verdunstenden Wassers Luft. Auch für die angehefteten, grösseren Blatt- und Gallertflechten gilt mutatis mutandis das Gleiche. Von diesem Gesichtspunkt aus werden uns auch die Zähne und Protuberanzen des Excipulum thallodes um Vieles verständlicher. Wenn aber auch die Zähne, Spitzen und Ausstülpungen hauptsächlich den Zwecken der Wasseraufnahme und Transpiration dienen, so schliesst diese Function eine gelegentliche Wirkung als Schutzmittel gegen ankriechende, weiche Thiere durchaus nicht aus.

Auch die Behaarung der Flechten steht, wie schon in dem Capitel über die Wasseraufnahme des Näheren auseinandergesetzt wurde, in erster Linie im Dienste der Wasseraufnahme. Man darf auch nicht vergessen, dass aus den Spitzen, Zähnen und Haaren während der Nacht eine grosse Menge Wärmestrahlen ausgesendet werden und dass in Folge dessen diese Theile leicht zu Mittelpunkten der Thaubildung werden. Eine dichte Behaarung schützt überdies die Flechte vor der Wirkung des directen Sonnenlichtes.

² In jüngster Zeit hat Lindau ebenso gründliche, wie interessante biologische Untersuchungen über eine grössere Anzahl von Rindenflechten veröffentlicht.

Lindau, Lichenologische Untersuchungen. Dresden, 1896, Heft 1. Da mein Manuscript jedoch zur Zeit des Erscheinens dieser Arbeit bereits abgeschlossen war, konnte ich leider auf den Inhalt derselben nicht näher eingehen. Dasselbe gilt für die ausgebreiteten Untersuchungen Reinke's, welche besonders für die systematische Gruppierung der Flechten wichtig sind und in letzterer Hinsicht für lange Zeit anregend und befruchtend wirken dürften.

Siehe Reinke, Abhandlungen über Flechten. 1—4. Jahreshücher für wissensch. Botanik. 27. u. 28. Bd.

islandica, *Cladonia rangiferina*).¹ Ähnlich werden sich die hydrophilen² Flechten verhalten. Die Thauflechten dagegen, welche fast nie ein Regen erfrischt, sowie die Xerophilen, werden umgekehrt das Wasser mit grosser Schnelligkeit aufnehmen und zu diesem Zwecke verschiedene Anpassungen und Einrichtungen zeigen.³ Die Xerophilen beschränken überdies gleich den Succulenten die Transpiration in jeder nur möglichen Weise (*Chlorangium esculentum*). Bei den Träufelflechten, wozu ich viele Arten von *Usnea*, *Bryopogon*, *Evernia* und *Ramalina* rechne, bedingen der ganze Habitus, die Schlaffheit des Thallus, die Art der Verzweigung, sowie gewisse incrustirende Substanzen⁴ das rasche Abfließen des Regens.⁵

¹ Hängt man den getrockneten Thallus dieser Flechten an einem Faden in senkrechter Lage über eine Eosinlösung so auf, dass die ältesten Thallustheile etwa $1\frac{1}{2}$ cm tief in die Eosinlösung tauchen, so vergehen 24 Stunden und mehr, ehe der ganze Thallus durchfeuchtet wird.

² Hydrophile Flechten sind z. B. *Porocyphus cataractarum* Kbr., *Collema cataclystum* Kbr., *Endocarpon aquaticum* Weiss, *E. rivulorum* Arn., *Lithoidea hydrela* (Ach.) Mass., *L. viridula* (Schrad.) Mass., *L. aquatilis* (Mudd.) Arn.

³ Auf die Schnelligkeit, mit der die Eosinlösung von *Chlorangium Jusuffii* und von den behaarten xerophilen Physciiden aufgenommen und fortgeleitet wird, habe ich schon in dem Capitel über die Wasserleitung im Flechtenthallus aufmerksam gemacht.

⁴ Die Flechtensäuren werden durch keinen noch so starken Regen weggespült oder gelöst. Dieses Verhalten deutet wieder auf den grossen biologischen Werth der genannten Säuren als Schutzmittel wider den Thierfrass.

Der Erste, welcher die Flechtensäuren im letzteren Sinne deutete, war Bachmann, und zwar in seiner schönen Arbeit: »Über nichtkrystallisirte Flechtenfarbstoffe, S. 17 des Separ.-Abdr. Pringsheim's Jahresbücher für wissensch. Botanik, 21. Bd., 1. Heft.

⁵ Die Träufelflechten leiten im Allgemeinen das Wasser in basipetaler Richtung ziemlich rasch. Dieser Umstand bewirkt, dass der im trockenen Zustande spröde und brüchige Thallus schon nach den ersten Regentropfen weich und elastisch wird. In diesem Zustande können die hängenden Träufelflechten den stärksten Tropenregen* und sehr bedeutende Hagelschauer ohne geringste Beschädigung ihrer feinsten Zweige überdauern. Nach vollkommener Sättigung des Thallus mit Wasser legen sich die untersten Zweige dicht an einander und bilden dann eine sehr wirksame Träufelspitze, aus welcher das

* Über die Gewalt des tropischen Regens hat man sich bisher ganz irrigen Vorstellungen hingegeben, welche erst durch die jüngsten Untersuchungen Wiesner's berichtigt worden sind (siehe Wiesner.

Ausser durch das Klima werden die Flechten auch durch die thierischen und pflanzlichen Mitbewohner beeinflusst. Das

Wasser wie aus einer Rinne beständig abfliesst, so lange der Regen dauert. Hört aber der Regen auf, dann werden die Träufelflechten — insbesondere *Usnea* und *Bryopogon* — erstaunlich schnell wieder trocken, und zwar sind es die äussersten Zweigspitzen der oberen, peripherisch gelegenen Thalluspartien, die zuerst trocknen. Etwas später trocknet die Träufelspitze, während die mehr central gelegenen Thallustheile am längsten feucht bleiben. Dabei kann man sich überzeugen, dass die Schnelligkeit des Trocknens zu der Zahl der feinsten, freien Zweigspitzen in einem geraden Verhältniss steht, oder mit anderen Worten, dass die Transpiration in derselben Masse erhöht wird, als die Zahl der freien Spitzen zunimmt. In der That finden wir auch diejenigen Arten und Varietäten von *Usnea*, welche sich durch einen besonders dünnen Thallus mit reichster Zweigbildung auszeichnen, wie z. B. *U. longissima* und *U. barbata* v. *hirta* an sehr feuchten Standorten, wo das Transpirationsbedürfniss sehr gross ist, während umgekehrt an trockenen Localitäten, wo die Transpiration beschränkt werden muss, sehr zweigarme Formen vegetiren, wie z. B. die Formen *articulata* oder *intestiniiformis*.

Das Gesagte gilt selbstverständlich nicht bloss für die Träufelflechten, sondern mit gewissen Einschränkungen überhaupt für alle Flechten, so dass man für die Flechten den Satz aufstellen kann: Je zerschnittener, je feinstästiger, je spitzenreicher der Thallus ist, desto grösser ist die Transpiration und umgekehrt. Man findet deshalb an sehr trockenen Standorten meistens Flechten mit wenig figurirtem, ergossenen Thallus, wie z. B. rundliche Collemen, Lecanoren, *Heppia*- und *Sticta*-Arten, während an feuchten Orten die fein figurirten *Leptigium*-, *Cetraria*- und *Cladonia*-Arten vorherrschen.

Die Letzteren, nämlich die Cladonien, sind ganz besonders instructiv, denn diejenigen Arten, welche den am wenigsten differenzirten Thallus besitzen, wie z. B. *Cl. alcicornis*, *Cl. endiviaefolia*, *Cl. Papillaria* und *Cl. miniata* bewohnen

Beiträge zur Kenntniss des tropischen Regens. Diese Sitzungsberichte, 104. Bd., Abth. I, December 1895).

Nach demselben liefert z. B. eine gewöhnliche Brause in einer bestimmten Zeiteinheit fast 100mal mehr Wasser als ein tropischer Durchschnittsregen.

Die grössten Regentropfen, die überhaupt entstehen können, haben höchstens ein Gewicht von 0.2 g.

Die meisten Tropfen kommen auf der Erde mit einer Endgeschwindigkeit von 7 m an, weil die Acceleration schon bei einer Fallhöhe von 20 m durch den Luftwiderstand fast aufgehoben wird. Die grössten, tatsächlich beobachteten Regentropfen langen mit einer lebendigen Kraft von 0.0004 mkg, die kleineren natürlich mit einer noch geringeren Kraft auf dem Boden an. Anders ist es natürlich mit dem Hagel.

Verhältniss der Flechten zu den Thieren ist bereits in einem anderen Capitel erörtert worden. Die pflanzlichen Mitgenossen der Flechten sind aber eigentlich Concurrenten. Treffen nämlich die Flechten auf einen solchen Boden mit höheren Pflanzen zusammen, auf welchem auch die letzteren gedeihen können, so unterliegen in der Regel die Flechten. Die höheren Pflanzen wachsen nämlich rascher empor und verkümmern den Flechtenanlagen hauptsächlich das Licht (vom Raume ganz abgesehen). Wir können dies deutlich auf unseren Wiesen, aber auch auf

durchaus Orte, wo die Transpiration beschränkt werden muss, während die reichverzweigten und differenzirten Formen, wie z. B. *Cl. rangiferina*, *Cl. verticillaris* und *Cl. retipora* nur an feuchten Standorten gedeihen. Bei manchen Arten kann die Art und Weise der Beschuppung bis zu einem gewissen Grade die Verzweigung und Differenzirung des Podetiums ersetzen. So bewohnt z. B. die hornige, fast schuppenlose Form der *Cl. furcata* steile und trockene Plätze, während die mit secundären Thallusblättchen reich besetzte Varietät »*polypylla*« an feuchten Orten gefunden wird. Die Becherform der Podetien steht zu der Transpiration in keiner directen Beziehung, sie ist vielmehr das Product zweier Factoren, nämlich erstens des Strebens des ursprünglich cylindrischen Podetiums nach Vergrösserung der Assimilationsfläche und zweitens des Spitzenwachstums der im Kreise liegenden Randhyphen. Der erste Factor allein würde auf der Spitze des cylindrischen Podetiums eine hutförmige, rundliche Assimilationsfläche erzeugen. Durch den zweiten Factor aber wird die Peripherie dieser Fläche gleichmässig in die Höhe gezogen, also becherförmig.

Wenn aber diese Becher wieder in Zweige und Spitzen aussprossen, was häufig genug geschieht, dann wird das Bedürfniss nach Wasseraufnahme und Transpiration der treibende Factor sein.

Mitunter treffen wir aber auch an sehr trockenen Orten reich verzweigte Flechten, wie z. B. die *Cornicularia aculeata* und gewisse *Stereocaulon*- und *Sphaerophorus*-Arten. Aber gerade diese Formen sprechen für die Richtigkeit der oben gegebenen Regel. Diese Flechten oder ihre phylogenetischen Vorfahren waren nämlich ursprünglich höchst wahrscheinlich Bewohner feuchter Standorte, die sich nach und nach erst verändert haben. Aus dieser Periode stammt ihr Anpassungscharakter an das lebhafte Transpirationsbedürfniss, nämlich ihre reichliche Verzweigung. Als dann später ihre Standorte immer trockener wurden, suchten sie die Transpiration zu beschränken, und zwar durch die Entwicklung einer ganz eigenthümlichen, hornartigen Rinde.

Aus dem Gesagten erhellt, dass wir die äussere Form einer Flechte schon jetzt bis zu einem gewissen Grade verstehen können, wenn wir sie zuerst mit der ursprünglichen Wachstweise des Mycels, dann mit dem Licht, der Wärme dem Transpirations-, Athmungs- und Schutzbedürfniss, mit dem Substrat und den übrigen Factoren des Klimas in einen mehr oder minder directen Causalnexus bringen:

den schmalen Gesimsen unserer Gebirge beobachten Verschlechtert sich aber der Boden zur Heide, oder wird durch das Wasser die letzte Spur der Dammerde von einem Felsgesimse gewaschen, dann erst treten bei einem gewissen Feuchtigkeitsgrad Flechten auf. Allerdings schaffen die Bäume und Sträucher eine neue Unterlage für viele epiphytische Flechten. Allein auch hier müssen die Flechten mit Moosen und Farren und anderen Epiphyten einen harten Kampf ums Dasein führen. Es lässt sich übrigens nicht leugnen, dass die Flechten für diesen Kampf in einer ähnlichen Weise gut ausgerüstet sind, wie gegenüber den Unbilden des Klimas oder den Angriffen der Thiere.

So widerstandsfähig sich übrigens die Flechten gegen die Unbilden der Witterung zeigen, so wirksam sie auch gegen den Thierfrass geschützt sind, so unterliegen sie trotzdem zahlreichen Veränderungen und Wachstumsstörungen, welche für den Fall, dass dabei gewisse Grenzen überschritten werden, als Krankheiten bezeichnet werden müssen. Hierher gehören die Aufblähung gewisser Thallustheile, die Rissbildung, die Durchlöcherung, die Auf- und Abblätterung der Rinde, die übermässige Verdickung der Rinde, der frühzeitige Thallusschwund, die abnormen Thallussprossungen (Warzenbildung, Isidienbildung und korallinische Sprossung), die abnorme Thallusbildung, die Hypertrophie der Trichome, der Alleloisitismus und endlich alle jene Störungen und Deformationen, welche durch parasitische Pilze verursacht werden.

»Die Metamorphose zur Aufblähung«, um mit Wallroth zu reden, finden wir am häufigsten bei einigen schmallappigen Parmelien (*Menegazzia pertusa*, *Parmelia physodes*, *P. encausta* etc.), ferner bei mehreren Arten von *Physcia*, *Xanthoria* und *Usnea*. Bei den Parmelien äussert sie sich gewöhnlich an den äusseren Enden der Läppchen. Die Ursache dieser Erscheinung scheint in dem rascheren Wachsthum der unteren Rinde gegenüber der oberen zu liegen. Bei diesen Parmelien greift nämlich die untere nicht selten kappenförmig über den Thallusrand herüber. Es geschieht dies besonders an sonnigen Standorten, und der ganze Vorgang bezweckt, wie ich schon in einem früheren Capitel auseinandergesetzt habe, einen ausgiebigen

Schutz des Chorophylls der jüngsten Gonidien vor dem directen Sonnenlicht. Bei diesem Vorgange geschieht es nun nicht selten, dass das centrifugale Wachsthum der unteren Rinde so sehr das der oberen Rinde übertrifft, dass es anfangs zu Auftreibungen der Thallusenden, später zur Loslösung der unteren Rinde von der Markschichte und endlich zum Bersten und Zerreißen der blasig aufgetriebenen unteren Thallusbedeckung kommt. Bei den Arten der Gattungen *Parmelia*, *Xanthoria* und *Physcia*, mit rosettenförmigem Thallus, erschienen die älteren, ventral gelegenen Thalluslappen ebenfalls oft blasen- oder wulstförmig aufgetrieben. Es beruht dies, wie schon Schwendener¹ hervorgehoben hat, auf dem Überwiegen des radialen, intercalaren Wachsthums, über das marginale Wachsthum. Wenn sich nämlich der Thallus in Folge des sehr überwiegenden intercalaren Wachsthums in der Fläche auszudehnen sucht, an dieser Ausdehnung aber durch die rhizinae solidae gehindert wird, so muss er nach oben zu blasenartige Auftreibungen und Faltungen erleiden. In extremen Fällen kann durch diese Wuchsweise der ganze Habitus der Flechte bis zur Unkenntlichkeit verändert werden. Bei *Umbilicaria* beruht die bekannte Blasenbildung ebenfalls auf dem Überwiegen des intercalaren Wachsthums gewisser circumscripiter Thallustheile über dasselbe Wachsthum der benachbarten Thallustheile. Letztere werden besonders durch die mächtig entwickelte untere Rinde daran gehindert, sich in gleicher Weise auszudehnen wie die dünn berindeten Stellen. Bei *Umbilicaria* ist diese Blasenbildung allerdings ein normaler Vorgang, der sogar zu einer Art von Schutzvorrichtung für die verdünnten Hautstellen der unteren Rinde ausgebildet wurde; aber schon bei der nächst verwandten Gattung *Gyrophora* treten die blasigen Auftreibungen nur unregelmässig auf und nehmen dann nicht selten einen krankhaften Charakter an. Auch bei *Usnea* kommen blasige Thallusaufreibungen nicht selten vor und haben sogar zur Aufstellung der formae articulatae geführt. Diese Aufblähungen erfolgen gewöhnlich in bestimmten Abständen und geben dem *Usnea*-Thallus ein Aussehen, das

¹ Schwendener, Untersuchungen über den Flechtenthallus. 2.Theil, S. 5.

entfernt an einen Ganglienstrang erinnert. Sie werden wahrscheinlich durch ringförmige Risse verursacht, welche senkrecht zur Achse orientirt sind und gewöhnlich bis zu dem soliden Markstrang reichen.

Eine ursprünglich pathologische Erscheinung ist die Rissbildung. Sie kann aber unter gewissen Umständen, namentlich bei gewissen Krustenflechten mit einem Thallus »defracto areolatus« so regelmässig auftreten, dass sie fast den Charakter eines normalen Processes annimmt. Wir treffen sie übrigens auch bei den Strauch- und Laubflechten. Bei den Gattungen *Usnea*, *Neuropogon* und *Evernia* sind diese Risse ungewöhnlich häufig und beruhen höchst wahrscheinlich auf einer mangelhaften Anpassung der Rinde an die biegenden, knickenden und scherenden Kräfte des Windes. Bei *Cladonia* treten sie hauptsächlich in den Podetien auf (wenn man von *Cl. endiviaefolia* und *Cl. alciformis* absieht), und zwar besonders häufig bei bestimmten Arten, wie z. B. *Cl. degenerans*, *Cl. decorticata* und *Cl. cariosa* etc. Über diesen Punkt sagt Krabbe:¹ »Von morphologischer Wichtigkeit sind auch die mannigfachen Gewebespannungen, die theils auf ursprünglichem Wachsthum, theils auf Austrocknung und Durchfeuchtung, theils auf Verwachsungen beruhen. Sie führen zu mannigfaltigen Zerreißungen des Fruchtkörpers, z. B. des Trichters von *Cl. cariosa*, zur Bildung von Löchern bei den verzweigten Formen, namentlich aber zur Zerreißung des Randes der Trichter. Bei *Cladonia cariosa* scheint die Zerreißung erblich zu sein.« Bei den Laubflechten bilden sich die Risse theils auf der Oberfläche, wie z. B. bei *Parmelia saxatilis* und *Cetraria glauca*, theils auf der Unterseite, wie bei den meisten Arten von *Parmelia* mit schwärzlicher unterer Rinde und einigen Physcien. Die letzteren Rissbildungen können oft so weit gehen, dass die untere Rinde oft in fetzenartige Fragmente getheilt und streckenweise ganz abgestossen wird. Letzteres kommt namentlich bei *Menegazzia pertusa*, *Parmelia revoluta*, *P. saxatilis*, *P. physodes*, *P. conspersa*, *P. caperata* und einigen grösseren Physcien vor.

¹ Krabbe, Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Flechtengattung *Cladonia*. Leipzig, 1891.

Es macht überhaupt den Eindruck, dass der unteren Rinde bei vielen Gliedern der artenreichen Familie der Parmeliaceen nur in der Jugendzeit eine grössere, biologische Bedeutung zukomme, dass sie später aber überflüssig werde. Tiefe Risse zerklüften häufig auch die Thallusoberfläche der Peltideen, Lecanoreen und zahlreicher Krustenflechten. In den meisten Fällen scheinen sehr energische Contractionen der Oberfläche, wie solche z. B. bei rascher Austrocknung nach längerer Durchfeuchtung erfolgen, die Ursache der Rissbildung zu sein.

Mit der Rissbildung ist nicht zu verwechseln die Durchlöcherung, obgleich beide Processe zuweilen Hand in Hand gehen oder einander folgen. Die Durchlöcherung beruht darauf, dass an einer bestimmt umschriebenen Thallusstelle länger andauernde oder sich oft wiederholende Sprossungen entstehen, die schliesslich zur Degeneration und Abstossung der Rinden- und Gonidienschichte oder sämtlicher Schichten führen. Das erstere kommt bei *Menegazzia pertusa* constant, bei *Parmelia stygia*, *P. olivarcea* v. *aspidota* und *Corniculata tristis* sporadisch vor. Es wurde schon in einem früheren Capitel erwähnt, dass die bis zum Marke reichenden Löcher, unbeschadet eventueller anderer Leistungen, auf jeden Fall zur Durchlüftung des Thallus beitragen müssen. In anderen Fällen werden sämtliche Thallusschichten durchbrochen, und der Thallus wird daher im buchstäblichen Sinne durchlöchert. Bei *Cladonia retipora*, *Gyrophora erosa* und *Ramalina reticulata* scheint die Durchlöcherung erblich zu sein und äusserst häufig vorzukommen, bei anderen Formen dagegen, wie z. B. bei *Umbilicaria proboscidea*, *Gyrophora hyperborea*, *G. deusta*, *Ramalina fraxinea* und *R. geniculata* Tayl. (Neuseeland), ist sie entschieden pathologischer Natur. In neuester Zeit ist *Ramalina reticulata* von Lutz¹ bezüglich der Löcherbildung näher untersucht worden, und zwar mit dem Resultate, das die Löcherbildung nicht durch die Wuchsweise bedingt werde, sondern hauptsächlich in Folge von Spannungen, die durch wiederholte

¹ Lutz, Über die sogenannte Netzbildung bei *Ramalina reticulata* Krphbr. Berichte der deutschen botan. Gesellschaft, 1894, Bd. XII, Heft 7. S. 208.

Anfeuchtung und Austrocknung entstehen. Dies wird wohl richtig sein. Indessen ist damit nur die nächste und unmittelbarste Ursache gegeben. Die entferntere Ursache liegt offenbar in dem Vorhandensein von Gewebspartien, die sich angefeuchtet unregelmässig ausdehnen und beim Trocknen verschieden stark zusammenziehen. Solche auf denselben Einfluss verschieden reagierende Gewebe finden wir z. B. bei *Umbilicaria* in den Blasen und den sie einschliessenden Thallustheilen, vor Allem aber überall dort, wo feste, strangförmige Bildungen mit gewöhnlichen Thallusgeweben abwechseln, wie z. B. bei *Ramalina reticulata* und *Cladonia retipora* etc. Da aber die Strangbildungen mit der Wuchsweise auf das innigste zusammenhängen, so sind es schliesslich doch die Wachstumsverhältnisse, welche die Vorbedingungen zu den Spannungen und daher auch für die Löcherbildung schaffen.

Zu den Durchlöcherungen muss auch die Durchbohrung der Apothecien gerechnet werden. Diese kommt insbesondere im höheren Alter bei *Parmelia perlata* vor, und Nylander hat auf dieses Merkmal hin eine neue Species gegründet, nämlich die *P. perforata* (L.) Nyl. Da aber diese Durchbohrung als eine senile Erscheinung, kurz als ein pathologischer Process gedeutet werden muss, so kann sie selbstredend nicht als Speciescharakter in Verwendung genommen werden.

Zu den pathologischen Erscheinungen gehört auch die Auf- und Abblätterung der Rinde. Erstere kommt bei einigen grossen Laubflechten aus den Gattungen *Cetraria*, *Sticta* und *Ricasolia* vor, wenn eine sehr lebhaftere Soredienbildung vom Thallusrande aus beginnt, bei gleichzeitiger Lockerung der Verbindung von Rinde und Gonidienschichte. In extremen Fällen hebt sich die ganze obere Rinde vom Thallus ab und rollt sich vom Rande aus so einwärts, dass die Gonidienschichte vollkommen entblösst wird. Letztere wandelt sich dann gewöhnlich in Soredien um, die vom Winde nach und nach entführt werden. Zuletzt deuten nur noch einige häutige oder papierartige Fetzen die Stelle an, wo vor Kurzem noch der Thallus einer Laubflechte gesessen war.

Die stückelweise Abblätterung der Rinde hängt gleichfalls mit der Soredienbildung zusammen und kommt dann zu

Stande, wenn die Soredien gleichzeitig an sehr vielen Stellen durchbrechen. Dann werden gewöhnlich auch noch die intact gebliebenen Rindenpartien in die Höhe gehoben, bröckeln schollenweise ab und verschwinden zuletzt. Der rindenlose Thallus verfällt dann demselben Schicksal, als ob sich die ganze Rinde auf einmal losgelöst hätte.

Manche Flechten, wie z. B. *Pertusaria communis*, leiden nicht selten an einer Krankheit, die man zweckmässig Pachydermie (Dickhäutigkeit) nennen könnte. Aus einer nicht bekannten Ursache verdickt sich nämlich die Rinde auf eine so exorbitante Weise, dass weder Pykniden, noch Soredien, noch Ascusbehälter durchzubringen vermögen. Diese Krankheit hat daher immer Sterilität im Gefolge. Schliesslich reisst in Folge von ungleichen Spannungen die Rinde an vielen Stellen auf, und der ganze Process endigt zuletzt, nach schollenförmiger Abstossung der Rinde, in einer allgemeinen Soredienbildung.

Bei vielen Krustenflechten, namentlich bei den felsbewohnenden Lecideen, erhält sich der gonidienführende Thallus nur in der Jugendzeit und scheint nur da zu sein, um die Anlage und Ausbildung der Apothecien zu ermöglichen; sind letztere vollkommen entwickelt, so verschwindet zuweilen der Thallus durch allmälige »Verkrümelung«, während die Apothecien noch viele Jahre fortleben und zahlreiche Sporenschläuche erzeugen können. Es ist aber zweifelhaft, ob wir es hier mit einem pathologischen Process oder mit einem normalen Vorgange zu thun haben. Letztere Annahme hat für zahlreiche Fälle die grössere Wahrscheinlichkeit für sich.

Ebenso zweifelhafter Natur sind die diversen Thallusausstülpungen, die man je nach ihrer Grösse und Form als Körner- und Warzenbildung, als korallinische Sprossung und als Isidienbildung bezeichnet. Diese Ausstülpungen kommen in allen Ordnungen vor, und man trifft sie ebenso häufig bei den Usneen, wie bei den Parmelien und Krustenflechten. In einzelnen Fällen, wie z. B. bei *Lecothecium* und bei *Pertusaria corallina*, scheinen sie vollkommen normaler Natur zu sein und zum Speciescharakter zu gehören. In anderen Fällen dagegen treten sie in Folge der Reizwirkung schmarotzender Pilze auf. Da die

meisten dieser Thallusprolifikationen nur sehr dünn berindet sind, so werden sie gegebenenfalls zur Durchlüftung des Thallus das ihrige beitragen.

Mit den eben besprochenen Sprossungen sind die Cephalodien nicht zu verwechseln, welche oft eine den korallinischen Sprossungen ganz ähnliche Form annehmen können, wie z. B. bei *Laboria amplissima* (Scop.). Dieser Fall führt uns zu den Cephalodien überhaupt. Da diese Gebilde aber bereits in einem der vorhergehenden Capitel näher besprochen worden sind, so wäre hier allenfalls noch die Frage zu ventiliren, ob der Cephalodienbildung ein krankhafter Process zu Grunde liegt oder nicht. Dass die Cephalodien keine normalen Sprosse oder Gonotrophien im Sinne von Minks¹ sind, steht fest; denn sie entstehen in Folge eines Reizes einer fremden Alge aus den Gattungen *Nostoc*, *Sirosoiphon*, *Scytonema*, *Chroococcus* und *Oscillaria* auf die Thallushyphen. Sie bilden also eine Art von Gallen oder von Geschwülsten. Es ist aber allgemein bekannt, dass solche Geschwülste und heterogene Gewebewucherungen ihren Trägern oft in einem hohen Grade gefährlich werden können. Umso interessanter wäre es, wenn Gallen- oder Geschwulstbildungen aufgefunden würden, welche den sie bildenden Organismen nicht schaden, sondern nützen. Dies scheint nun in der That bei den Cephalodien der Fall zu sein, denn wir sehen in den weitaus meisten Fällen die cephalodientragenden Flechten auf das beste gedeihen. Worin der Vortheil besteht, welcher den Flechten aus den Cephalodien erwächst, ist noch nicht hinreichend aufgeklärt. Ich speciell bin der Ansicht, dass es sich weniger um Stoffwechselproducte, sondern lediglich um das Wasser handle. Die cephalodienbildenden Algen gehören nämlich immer zu den Cyanophyceen. Von diesen Algen ist aber festgestellt worden, dass sie nur sehr schwer ganz austrocknen und auf jeden Fall das Wasser mit viel grösserer Kraft festhalten als der gewöhnliche Flechtenthallus. Wenn also eine Pflanze kleine Colonien von Cyanophyceen in ihr Gewebe einschliesst, so besitzt sie an diesen Algen gewissermassen feuchte Schwämmchen, die in den

¹ Minks, Das Mikrogonidium. Basel, 1879

Zeiten der grössten Wassernoth ihren Wasservorrath mit der Wohnungsgeberin theilen. Viele Krustenflechten überziehen sich auch mit einer Decke aus angeflogenen Cyanophyceen, insbesondere häufig mit Chroococaceen. Dieser Überzug ist oft so dicht, dass dadurch die Farbe der ganzen Flechte verändert wird, ein Umstand, der schon öfters verschiedene Irrthümer in den Diagnosen verursacht hat. Die angeflogenen Chroococcen werden nur in seltenen Fällen von den Hyphen umspinnen, aber sie werden von den Hyphen festgehalten, indem fast in jede einzelne der kleinen *Chroococcus*- oder *Glaeocapsa*-Familien einige Hyphen eindringen, ohne sich aber daselbst zu verzweigen. Ausser den Cyanophyceen werden selbstverständlich auch Chlorophyceen angeweht; da die letzteren aber nicht von den Hyphen festgehalten werden, so verschwinden sie in der Regel bald spurlos. Dieses Verhalten der Rindenhyphen vieler Krustenflechten gegenüber den angeflogenen Cyanophyceen erkläre ich mir ebenfalls aus dem Bedürfniss nach innigem Contact mit lange fruchtbleibenden Körpern.

Sehr merkwürdig verhalten sich auch gegen die Flechten die Arten einer anderen Algengattung, nämlich der *Trentepohlia* (*Chroolepus*). Dieselben sind nämlich, vermöge ihres lebhaften Spitzenwachstums und ihres Chemismus, im Stande, einen fremden Flechtenthallus mit derselben Leichtigkeit zu durchwachsen, wie etwa viele Flechtenhyphen den Kalk. Ich habe dieses Verhalten der *Trentepohlia* nicht nur bei Rindenflechten, sondern auch bei Kalkflechten wiederholt beobachtet, insbesondere häufig bei *Verrucaria rupestris*. Letztere Flechte erhält oft durch das Eindringen der *Trentepohlia* eine ziegelrothe Färbung, wie z. B. auf den Dolomithfelsen der Mödlinger Klause bei Wien. Es scheint aber nicht, dass die Flechte durch das Eindringen der fremden Alge in ihren Lebensfunctionen besonders gestört wird, denn die durch die eingedrungene *Trentepohlia* roth gefärbten Exemplare fructificiren wo möglich noch üppiger als die normalen Individuen.

Das Eindringen der *Trentepohlia* führt uns zu den Gefahren, denen die Flechten durch das Eindringen anderer Organismen, insbesondere der Schmarotzerpilze, ausgesetzt

sind.¹ Viele der letzteren wurden bekanntlich von den älteren Lichenologen als parasitische Flechten behandelt. Ein genaues Studium derselben hat aber ergeben, dass der grösste Theil derselben als gewöhnliche Ascomyceten, d. h. als echte Pilze aufgefasst werden müssen. Trotzdem darf die Möglichkeit der Existenz parasitischer Flechten nicht so ohne weiteres von der Hand gewiesen werden. So habe ich selbst z. B. auf den jungen Apothecien einer *Bacidea* eine kleine Krustenflechte beobachtet, deren Perithechien sammt den dazu gehörigen gonidienführenden Thalluswarzen in das *Bilimbia*-Apothecium eingedrungen waren und in dasselbe tiefe Löcher eingefressen hatten, welche den Umrissen der schmarotzenden Flechte genau entsprachen.²

¹ Diese Schmarotzer werden in der Regel nur dann beschrieben, wenn sie Fructificationsorgane erzeugen, sei es in der Form von Conidien oder von Ascussporen. Es ist dies jedoch nicht immer der Fall. Oft erzeugt ein in die Flechte eingedrungenes fremdes Mycel starke habituelle Veränderungen, ohne selbst Propagationsorgane auszubilden. So fand ich z. B. auf den Radstädter Tauern eine *Parmelia encausta* mit ganz abnorm schmalen und krausen Thalluslappen. Die nähere Untersuchung ergab, dass diese Metaphasis des Lagers zur verfehlten Gestaltung, wie sich Wallroth ausdrücken würde, durch ein fremdes, bräunliches, kurzcelliges Mycel verursacht worden war. Ein anderes mal fand ich auf einer *Physcia villosa* aus Lima, die durch exorbitant entwickelte Thallusprolifikationen beinahe unkenntlich erschien, ebenfalls ein fremdes, steriles Mycel.

Damit soll jedoch nicht behauptet werden, dass alle Missbildungen, Abnormitäten und Hypertrophien des Flechtenlagers auf Schmarotzer zurückgeführt werden müssen. Wer z. B. die Flechten solcher Länder studirt, in denen nur selten ein Regen fällt, wie z. B. in gewissen Strichen Chiles, Australiens und Afrikas, wird finden, dass alle diese Formen eine gewisse Neigung zu Deformationen und Hypertrophien gewisser Theile, z. B. der Rinde, der Rhizoiden und Thallusprolifikationen zeigen, zum Beweis, dass nicht nur Schmarotzerpilze, sondern auch extreme äussere Lebensbedingungen den fixirten Habitus der Flechten stark beeinflussen.

² Die schmarotzende Flechte gehört zu einer Form, die der Gattung *Phacidea* sehr nahe steht, aber wegen der nicht ganz reifen Sporen leider nicht mit Sicherheit bestimmt werden konnte. Die winzigen Thalluswärrchen führten *Cystococcus* ähnliche Gonidien. An einigen Apothecien der befallenen *Bacidea* waren merkwürdigerweise einige Perithechien des Schmarotzers ohne gonidienführenden Thallus entwickelt worden. Ausserhalb der *Bacidea*, aber in nächster Nähe, fand sich ebenfalls der *Phacidia* ähnliche Pilz auf dem Substrat (einem halb vermoderten Moose) vor,

In anderen Fällen wieder scheinen die aus Flechtenpilzsporen hervorgegangenen Hyphen in den Thallus anderer Flechten einzudringen und hier eine schmarotzende Lebensweise zu führen. Dabei kann der Thallus der befallenen Flechte, d. h. also Hyphen sammt Gonidien, ganz zu Grunde gehen, oder es wird nur das Hyphensystem des Wirthes vernichtet, während die Gonidien von dem Schmarotzer als Ernährungsorgane adoptirt werden. Das erstere Verhalten zeigt das Mycel der *Urceolaria scruposa* v. *parasitica*, wenn es die Thallusschuppen der *Cladonia turgida* und anderer Cladonienarten befällt, das letztere befolgen die Hyphen von *Arthrorhaphis flavovirescens* (Bors.) Th. Fr., wenn sie sich auf dem Thallus von *Sphyridium byssoides* festsetzen. Norman hat diese eigenthümliche Metamorphose eines Flechtenthallus »Allelositismus« genannt. Derselbe mag häufiger¹ vorkommen als man bis jetzt glaubte, ob er aber jenen grossen Umfang besitzt, wie in jüngster Zeit von Minks² behauptet worden ist, werden erst nähere Untersuchungen aufzuklären haben.

Viele Flechten, namentlich Krustenflechten, leiden auch durch den Umstand, dass sie von anderen Flechten überwuchert und verdrängt werden. Diesem Schicksal verfallen häufig die steinbewohnenden Krustenflechten, wenn dieselbe Unterlage von grösseren Laub- und Strauchflechten besiedelt wird. Aber auch viele Krustenflechten siedeln sich mit Vorliebe auf anderen Krustenflechten an. So fand ich z. B. die *Biatora rupestris* so häufig auf dem Thallus von *Verrucaria rupestris* und *V. calciseda*, dass ich die *Biatora* beinahe als Parasit verdächtigen

aber immer mit gonidienführenden Thalluswarzen. Hier scheint ein Beispiel vorzuliegen, wie leicht eine Flechte ihren gonidienführenden Thallus verlieren kann, wenn sie die saprophytische Lebensweise mit einer schmarotzenden vertauscht.

¹ Dieselbe soll sich nach Th. Fries bei *Buellia scabrosa* und nach B. Stein bei *Lahmia Fuistingii* Krb. und mehreren Arthonien wiederholen.

Siehe Fries, Lichenographia Scandinavica, p. 343.

B. Stein, Kryptogamenflora von Schlesien. Flechten. S. 181.

² Minks, Beiträge zur Kenntniss des Baues und Lebens der Flechten. II. Die Syntrophie, eine neue Lebensgemeinschaft in ihren merkwürdigen Erscheinungen. Verhandl. der k. k. zool.-botan. Gesellsch. Wien, Bd. XI, II. 1892, S. 377.

möchte. Dieser Verdacht wird ausserdem noch durch den Umstand verstärkt, dass die genannte *Biatora*, so bald sie sich auf dem *Verrucaria*-Thallus entwickelt hat, eigenthümliche Rhizoiden ausbildet und senkrecht in den unter ihr liegenden fremden Thallus hinabsendet.

Sehr interessant sind auch jene Fälle, wo auf einen Flechtenthallus neben den typischen Apothecien noch die Ascusbehälter eines zweiten Ascomyceten entwickelt werden, ohne dass die geringsten Anzeichen eines Parasitismus oder Allelositismus vorliegen. Denn es erscheinen sowohl die Apothecien, sowie der Thallus und die Gonidien der Nährflechte vollkommen normal entwickelt, und man kann selbst durch die scrupuloseste Untersuchung nichts entdecken, was als eine Schädigung oder Wachstumsstörung der Wirthpflanze ausgelegt werden könnte. Da aber auch die Ascusbehälter des fremden Ascomyceten ein vollkommen gesundes Aussehen zeigen und ganz normale Sporen entwickeln, so bleibt meiner Ansicht nach nichts anderes übrig, als anzunehmen, dass auch der zweite Ascomycet mit der Nähralge der Wirthflechte in derselben mutualistischen Symbiose lebe, wie der Flechtenpilz. Einen hierher gehörigen Fall habe ich im Jahre 1887 aufgefunden. Er betrifft eine *Pleospora*,¹ welche mit dem Flechtenpilz von *Physma compactum* in bester Eintracht mit ein und derselben Alge (nämlich *Nostoc*) zusammenlebt.

Wenn nun auch, wie wir gesehen haben, mancherlei Gefahren und Krankheiten die Flechten bedrohen, so sind trotzdem ihre Individuen als Artenanzahl erstaunlich gross. Man kann die gegenwärtig beschriebenen Flechtenarten und Varietäten auf etwa 20.000 schätzen.² Die Zahl der Individuen muss ungeheuer gross sein, wenn man bedenkt, dass weite Länderstrecken, wie z. B. gewisse Theile der nordischen Tundra, fast nur mit Flechten bedeckt sind.

¹ Es ist dies die *Pleospora Collematum* Zuk. Siehe Zukal, Über einige neue Ascomyceten. Verhandl. der k. k. zool.-botan. Gesellsch. 1887, S. 39.

² Diese Schätzung beruht auf dem Zettelkatalog des Herrn Dr. Zahlbruckner in Wien, den sich derselbe anlässlich der Vorarbeiten zu einer Sylloge Lichenum angelegt hat.

Die Flechten verdanken diese grosse Verbreitung theils ihrer Anpassung an solche Lebensbedingungen, unter welchen die Phanerogamen nicht mehr gedeihen können, theils ihren mannigfachen Schutzmitteln wider die Angriffe der Thiere und pflanzlicher Parasiten. So vollkommen übrigens auch immer die Anpassung der Flechten an die Aussenwelt sein mag, es kommt doch auch für jedes Flechtenindividuum ein Zeitpunkt, in dem sein Leben erlischt.

Die durchschnittliche Lebensdauer einer Art hängt bekanntlich von sehr verwickelten Ursachen ab, im Allgemeinen wird jedoch Langlebigkeit oder Kurzlebigkeit in derselben Weise vererbt, wie irgend eine andere Eigenschaft. Zu den kurzlebigsten Flechten dürften jene gehören, die wie viele Lecideen nur einen sehr kümmerlichen Thallus entwickeln, der überdies noch bald nach der Entwicklung der Apothecien verschwindet. Bei diesen Flechten erlischt das Leben, nachdem der letzte Ascus seine Sporen entleert hat. Zu den langlebigsten Flechten gehören dagegen die höheren Formen der Strauch- und Laubflechten, insbesondere die der Cladonien. Da sich manche Arten der letzteren auch durch Thallusfragmente¹ fortpflanzen können und eine solche Fortpflanzung eigentlich nur eine Art von Wachsthum ist, so lässt es sich in vielen Fällen schwer bestimmen, wann eigentlich der Tod des Individuums eingetreten ist. Ähnliche Schwierigkeiten ergeben sich bei der Abschätzung des Lebensalters solcher Flechten, die einen echten Thallus areolatus besitzen.

Wenn man aber auch von dergleichen Bedenken absehen wollte, so kann man doch zu keinen genauen Angaben über das Alter höherer Flechten gelangen, weil die exacten Beobachtungen fehlen. Jedenfalls erstreckt sich das Leben vieler Flechten auf Jahrhunderte. Diese lange Lebensdauer muss um so auffallender erscheinen, als sich die übrigen Ascomyceten gerade nicht durch eine lange Lebensdauer auszeichnen. Die Vortheile, welche den Flechtenpilzen durch die

¹ Nach Crombie (Journal of Botany) geschieht dasselbe auch bei *Parmelia omphalodes* f. *panniformis*, und Lotsy vermuthet Ähnliches von den Ablegern von *Sticta pulmonaria*. Siehe Lotsy, Beiträge zur Biologie der Flechtenflora des Hainberges bei Göttingen. S. 46.

Symbiose mit den Algen erwachsen, müssen daher sehr hoch angeschlagen werden. Denn nur die Symbiose und der mit ihr in Zusammenhang stehende Transport der Gonidien nach den jüngsten Thallustheilen befähigt die Flechten zu einem fast unbegrenzten Spitzen- und Marginalwachsthum, während die älteren Thallustheile ganz allmählig der Zerstörung anheimfallen.

Wie aber endlich doch dem Leben des Individuums theils durch innere, theils durch äussere Ursachen ein Ziel gesetzt ist, so ergeht es ähnlich auch der Art. Bei den Flechten kommen nämlich, ganz wie bei den übrigen Gewächsen, neben gemeinen und kosmopolitischen Formen auch solche vor, die nur an wenigen Orten noch gefunden werden und auch da in einer relativ geringen Individuenzahl gedeihen. Solche seltene Arten können selbstverständlich durch sehr geringfügige Veränderungen ihres Wohnungsgebietes zum gänzlichen Aussterben gebracht werden. Grössere Veränderungen der äusseren Lebensbedingungen, wie z. B. das Hereinbrechen einer Eiszeit oder eines Steppenklimas, werden natürlich einer viel grösseren Anzahl von Arten zum Verderben gereichen. Doch wird jede Lücke, die etwa durch das Aussterben einzelner Arten entsteht, durch neue Anpassungen oder die Einwanderung bereits vorhandener Formen aus den Nachbargebieten alsbald wieder ausgefüllt. Hier ist wohl der Ort, um die Frage aufzuwerfen, ob auch noch in der Gegenwart neue Flechtenarten entstehen? Diese Frage muss unbedingt im bejahenden Sinne beantwortet werden. Die Entwicklung neuer Flechtenarten kann sogar auf mehreren Wegen erfolgen. Denn sie entstehen durch die fortwährende Ausbreitung der Flechten in horizontaler und verticaler Richtung und durch die niemals unterbrochenen Anpassungsversuche an fremdartige Substrate und ungewohnte Lebensbedingungen fortwährend neue Rassen oder Varietäten, die unter günstigen Umständen zu Arten werden können. Eine zweite Quelle der Artenbildung liegt aber in der Möglichkeit, dass die Mycelien der Flechtenpilze, für den Fall der Nichtauffindung der eigenen Gonidien, mit den nächstverwandten Algenarten eine neue Symbiose begründen können. Eine solche neue Verbindung würde aber höchst wahrscheinlich den ganzen morphologischen Aufbau der Flechte beeinflussen und auf diese

Weise ebenfalls neue Formen verursachen. Vielleicht sind in der angedeuteten Weise die Arten der Gattungen *Lobaria*, *Peltidea*, *Nephroma*, *Psoroma* und *Solorinina* aus den Flechtenpilzen der Gattungen *Sticta*, *Peltigera*, *Nephromium*, *Pannaria* und *Solorina* entstanden.

Endlich können auch noch auf eine dritte Art neue Flechten entstehen, wenn nämlich einzelne echte Ascomyceten gelegentlich mit Algen in symbiotische Beziehungen treten. Solche Verhältnisse scheinen nicht selten vorzukommen, aber nur selten zu einer dauernden, erblichen Symbiose, also zur Flechtenbildung zu führen. Denn gewöhnlich bilden einzelne Ascomyceten mit den ihnen zusagenden, zufällig vorhandenen Algen ausgesprochene Thalluswärzchen, in denen sogar alle drei Thallusschichten ausgebildet werden, aber gleichzeitig kommt derselbe Pilz auf anderen Substraten vor, wo er eine rein saprophytische Lebensweise führt. Auch besitzen die Sporen der mit den Algen in transitorischer Symbiose lebenden Individuen; respective das aus solchen Sporen hervorgehende Mycel, ebenfalls die Befähigung zur saprophytischen Lebensweise, und zwar, wie es scheint, in ungeschwächter Kraft. Ich habe im Laufe der letzten zehn Jahre mehrere solche zeitweilige Flechtenbildungen aufgefunden und theils in den »Flechtenstudien«, theils in den »Halbflechten« beschrieben.¹ Interessant ist dabei die Leichtigkeit, mit der bei einzelnen Halbflechten ein krustenartiger Thallus entsteht. So zeigte z. B. meine *Lichenopeziza bryophila* und *Gloeopeziza Rehmii* vollkommen berindete Thalluswärzchen, und die *Nectria phycophila* bildeten mit ihren Algen (*Scytomma* und *Hypheothrix*) eine veritable, fest zusammenhängende Kruste. Wenn auch die meisten Halbflechten höchst wahrscheinlich nur vorübergehende Symbiosen darstellen, so dürften einzelne derselben unter günstigen Umständen, namentlich durch öftere Wiederholung derselben Symbiose, doch zu echten Flechten werden. Ein solcher Fall liegt in *Epigloea bactrospora* Zuk.²

¹ Zukal, Flechtenstudien. Denkschriften der k. Akad. der Wissensch. Wien, XLVIII. Bd., 1884.

Derselbe, Halbflechten. Flora 1891, Heft 1.

² Zukal, *Epigloea bactrospora*, eine neue Gallertflechte mit chlorophyllhaltigen Gonidien. Öst. bot. 1890, Nr. 9.

vor. Zum erstenmale wurde diese sonderbare Flechte von mir 1889 zu Haslach in Oberösterreich aufgefunden. Ein Jahr später fand sie bei Radstadt im Salzburgischen Heimerl, und wieder zwei Jahre später fand ich selbst sie noch einmal in der Nähe des »Blauen Tumpfes« im Maltathal (Kärnten). Diese Flechte hat einen so primitiven Bau, dass nicht einmal ihre Peripherie in dem Algenmagma abgegrenzt erscheint. Da sie aber bereits auf drei weit auseinander liegenden Standorten aufgefunden worden ist, so scheint es sich nicht mehr um eine vorübergehende Symbiose, sondern thatsächlich um eine neue, aber morphologisch noch nicht vollkommen entwickelte Flechte zu handeln. Wir sehen also, dass auch noch in der Gegenwart jene Kräfte wirksam sind, welche in der grauen Vorzeit die fast unübersehbare Fülle der Flechtenwelt in ihrer eigenartigen, mystischen Schönheit geschaffen haben.

Schlussbemerkung. Es wird auffallen, dass in diesen drei Abhandlungen weder die feineren Structuren der Zellen, noch die Zellkerne und ihr Theilungsmodus erwähnt werden, und man könnte daraus den Schluss ziehen, dass ich mich mit diesem Theil der Flechtenanatomie nicht befasst habe. Dem ist aber nicht so. Ich habe jedoch gefunden, dass diese Fragen nicht gut isolirt, d. h. losgelöst von den Pilzen, behandelt werden können und halte es für zweckmässig, das ganze Thema zu vertagen. Ich hege ja ohnehin den Wunsch, in einer nicht zu fernen Zeit eine Morphologie und Biologie der Pilze zu veröffentlichen und hoffe dort auch dasjenige nachtragen zu können, was über die feinere Structur der Flechtenzellen und ihrer Kerne etwa speciell ausgesagt werden kann.

Inhalt.

	Seite
I. Die Flechten als lichtbedürftige Organismen	197
II. Das reproductive System	221
III. Über den Einfluss des Klimas und des Substrates. — Flechten- krankheiten	244
